



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CAMPUS DE CURITIBANOS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOSISTEMAS AGRÍCOLAS E NATURAIS

Fábio Sampaio

**Efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782)
(Lepidoptera: Noctuidae): mudanças climáticas e voltinismo na região sul do Brasil**

CURITIBANOS

2020

Fábio Sampaio

**Efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782)
(Lepidoptera: Noctuidae): mudanças climáticas e voltinismo na região sul do Brasil**

Dissertação submetida ao Programa de Pós-graduação
em Ecossistemas Agrícolas e Naturais da Universidade
Federal de Santa Catarina para a obtenção do título de
mestre em ciências.

Orientador: Prof. Dr. Cesar Augusto Marchioro
Coorientadora: Dr^a. Flávia da Silva Krechemer

Curitiba

2020

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor,
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária da UFSC.

Sampaio, Fábio

Efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de
Spodoptera eridania (Stoll, 1782) (Lepidoptera:
Noctuidae): mudanças climáticas e voltinismo na região sul
do Brasil / Fábio Sampaio ; orientador, Cesar Augusto
Marchioro, coorientador, Flávia da Silva Krechemer, 2020.
83 p.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Catarina, Campus Curitibanos, Programa de Pós-Graduação em
Ecossistemas Agrícolas e Naturais, Curitibanos, 2020.

Inclui referências.

1. Ecossistemas Agrícolas e Naturais. 2. Bioecologia de
insetos. 3. Modelagem. 4. Aquecimento global. 5. Pragas
agrícolas. I. Marchioro, Cesar Augusto. II. Silva
Krechemer, Flávia da. III. Universidade Federal de Santa
Catarina. Programa de Pós-Graduação em Ecossistemas Agrícolas
e Naturais. IV. Título.

Fábio Sampaio

**Efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782)
(Lepidoptera: Noctuidae): mudanças climáticas e voltinismo na região sul do Brasil**

O presente trabalho em nível de mestrado foi avaliado e aprovado por banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof.^a Marion do Rocio Foerster, Dr.^a.
Universidade Federal do Paraná

Prof. Juliano Gil Nunes Wendt, Dr.
Universidade Federal de Santa Catarina

Certificamos que esta é a **versão original e final** do trabalho de conclusão que foi julgado adequado para obtenção do título de mestre em ciências.

Prof. Dr. Alexandre Siminski
Coordenador do Programa

Prof. Dr. Cesar Augusto Marchioro
Orientador

Curitiba, 20 de fevereiro de 2020.

Este trabalho é dedicado à professora Cristina Duda de Oliveira
(*in memoriam*).

AGRADECIMENTOS

À Deus que me proporcionou essa oportunidade de crescimento e me auxiliou a todo instante nesses dois anos.

Aos meus orientadores, Cesar e Flávia, que não mediram esforços em nenhum momento para me ajudarem a aprender, crescer e conquistar tantas coisas boas e em tão pouco tempo. Pessoas íntegras, corretas, gentis, divertidas e pacienciosas, que mudaram a minha vida e me ensinaram como fazer ciência.

À Universidade Federal de Santa Catarina pelo ensino público, gratuito e de qualidade.

Ao Programa de Pós-graduação em Ecossistemas Agrícolas e Naturais (PPGEAN) e a sua coordenação, bem como os secretários Gi e Delson, e todos os professores por sempre estarem tão disponíveis nesses dois anos.

À Kathrine e ao seu Nildo por não medirem esforços para disponibilizar a dieta natural das lagartas utilizada nos dez meses de experimentos.

Aos professores: Leosane, ten Caten, Tolentino, Adriana e Júlia, com os quais tive mais contato e me auxiliaram nesse processo bonito que foi o mestrado.

Ao professor Luis Amilton, Tamara e Guilherme por me receberem tão bem no Laboratório de Controle Integrado de Insetos (LCII) da UFPR, e me ambientarem quanto à criação dos insetos.

Ao Restaurante Universitário (RU) e todos os colaboradores, que garantiram a minha alimentação nesse período em que a última coisa que eu queria era ter que preparar a minha própria refeição.

À minha mãe, que é a minha família. Por ter conseguido passar com firmeza por todas as dificuldades desse período, e ter me ajudado em tudo. Por deixar claro que eu sempre teria para onde voltar quando precisasse. Obrigado por tanto.

Aos meus amigos/irmãos que eu pude escolher, e são os presentes que o PPGEAN me deu. Em especial à Melina, Andressa, Marina, Camila, Lourdes, Ana Paula, Anna, Nádia, Mayrine e Letícia. Levarei para sempre na memória os belos momentos que juntos passamos.

Ao meu amigo Padre Wilson, que mesmo de longe sempre me apoiou e me compreendeu, e à minha amiga Sindi, que me apresentou o PPGEAN e me auxiliou sempre que precisei.

À UNIEDU pela concessão da bolsa de estudos nos últimos meses de curso.

RESUMO

Spodoptera eridania (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) é uma importante praga com ampla ocorrência em diversos países, inclusive no Brasil. Dada a crescente importância de *S. eridania* como praga de diversas culturas, é importante entender como os fatores abióticos influenciam o desenvolvimento da espécie. A temperatura é um dos principais fatores abióticos que interferem na dinâmica populacional de insetos, e acredita-se que as mudanças climáticas possam gerar consequências diretas na taxa de desenvolvimento dos insetos. Nesse sentido, essa pesquisa teve como objetivo avaliar o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento e a sobrevivência de *S. eridania*, e selecionar modelos fenológicos adequados para estimar sua taxa de desenvolvimento e avaliar os impactos das mudanças climáticas sobre a espécie no sul do Brasil. O desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania* foram avaliados nas temperaturas constantes de 15, 20, 25, 28, 32 e 34 ± 2 °C. Em cada temperatura avaliada foram individualizadas 150 lagartas recém-eclodidas e criadas com folhas de brócolis (*Brassica oleracea* var. *itálica*). Nove modelos fenológicos foram ajustados à taxa de desenvolvimento dos estágios imaturos nas temperaturas avaliadas, sendo selecionado o modelo que melhor descreveu a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento do inseto. Posteriormente, o modelo selecionado e o modelo de graus-dia utilizando dois métodos de soma térmica (método de média e de onda senoidal simples) foram empregados para estimar o voltinismo da espécie no presente e em diferentes cenários de mudanças climáticas no sul do Brasil. A espécie *S. eridania* completou seu ciclo de desenvolvimento entre 15 e 32 °C, mas a 34 °C não houve eclosão de lagartas. Observou-se menor sobrevivência e maior deformação em pupas e adultos nas temperaturas extremas avaliadas (15 °C e 32 °C). A temperatura de 25 °C foi a que proporcionou os maiores índices de sobrevivência. O desempenho dos modelos variou de acordo com os estágios de desenvolvimento, contudo, com base nos critérios utilizados, o modelo Briere-2, Lactin-2 e Shi foram selecionados como os mais adequados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de *S. eridania*. O modelo Briere-2 foi escolhido para estimar o voltinismo da espécie juntamente com o modelo de graus-dia. Nas condições atuais de temperatura, o voltinismo estimado da espécie foi menor nas regiões mais frias da área de estudo e maior nas áreas mais quentes. O número de gerações anuais foi maior nos diferentes cenários de mudanças climáticas avaliados em comparação com as condições atuais de temperatura. O modelo de graus-dia estimou um aumento no número de gerações anuais em toda a área de estudo, tanto no presente como no futuro, enquanto o modelo Briere-2 estimou uma redução no voltinismo nas regiões mais quentes nos cenários de mudança climática. O local e os cenários de mudança climática foram os principais fatores que explicaram a variação observada no voltinismo de *S. eridania*. O aumento previsto na temperatura global poderá favorecer o crescimento populacional de *S. eridania* na maior parte do sul do Brasil. Essas informações são importantes para o desenvolvimento de planos de manejo da praga, e também para compreender as vulnerabilidades do setor agrícola frente às mudanças climáticas.

Palavras-chave: Lagarta-das-vagens, Taxa de desenvolvimento, Modelos fenológicos, Número de gerações, Aquecimento global.

ABSTRACT

Spodoptera eridania (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) is an important pest widely distributed in several countries, including Brazil. Given the growing importance of *S. eridania* as a pest of several crops, it is important to understand how abiotic factors influence its development. Temperature is one of the major abiotic factors influencing insect population dynamics, and therefore it is expected that climate change have direct impacts on insect development rate. In this context, this study aimed to evaluate the effects of temperature on the development and survival of *S. eridania*, and to select appropriate phenological models to estimate its development rate and assess the impacts of climate change on the species voltinism in southern Brazil. The development and survival of *S. eridania* were evaluated at 15, 20, 25, 28, 32 and 34 ± 2 °C, using 150 newly hatched larvae reared on broccoli leaves (*Brassica oleracea* var. *italica*) for each temperature. Nine phenological models were fitted to the development rate of the immature stages recorded at the evaluated temperatures. The model that best described the relationship between temperature and development rate was selected and used together with the degree-day model to estimate the species voltinism at current and future climate scenarios. *Spodoptera eridania* completed its development between 15 and 32 °C, but larvae did not hatch at 34 °C. Lower survival rates and greater deformation were observed in pupae and adults reared at the extreme temperatures evaluated (15°C and 32°C). The highest survival rates were recorded at 25 °C. The performance of the models varied according to the immature stages, but based on the criteria used, the models Briere-2, Lactin-2 and Shi were the ones that best described the temperature-dependent development of *S. eridania*. Briere-2 and the degree-day model were used to estimate species voltinism. Under current temperature conditions, fewer generations were estimated in the colder regions of the study area, while higher voltinism was recorded in warmer areas. Voltinism was higher in the different years and climate change scenarios evaluated compared to current temperature conditions. The degree-day model estimated an increase in the number of annual generations across the study area at future climate conditions, while Briere-2 predicted a decrease in the voltinism in warmer regions in the different climate change scenarios. The location and climate change scenarios were the main factors explaining the variation observed in the voltinism of *S. eridania*. The predicted increase in global temperature may favour the population growth of *S. eridania* in most of southern Brazil. The information provided here is important for the development of pest management strategies, and for understanding the vulnerabilities of the agriculture to climate change.

Keywords: Southern armyworm, Development rate, Phenological models, Number of generations, Global warming.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

- Figura 1.** Experimentos realizados avaliando o desenvolvimento larval de *Spodoptera eridania* alimentadas com folhas de brócolis, *Brassica oleracea* var. itálica, em diferentes temperaturas. 27
- Figura 2.** Sobrevivência dos estágios imaturos e ciclo ovo-adulto de *Spodoptera eridania* em diferentes temperaturas. 34
- Figura 3.** Curvas de Kaplan-Meier analisando a sobrevivência de *Spodoptera eridania* nas fases de larva e pupa em diferentes temperaturas..... 35
- Figura 4.** Modelos fenológicos ajustados para a taxa de desenvolvimento (1/desenvolvimento) dos estágios imaturos e ciclo ovo-adulto de *Spodoptera eridania* em função da temperatura. A: Linear simples; B: β type; C: Briere-1; D: Briere-2; E: Lactin-2; F: Logan-6; G: Polinomial de 3ª ordem; H: Shi; I: Taylor. Para o modelo linear simples não foram empregados os dados de 34 °C, uma vez que a relação entre taxa de desenvolvimento e temperatura não foi linear com esse dado. 41

Capítulo 2

- Figura 1.** Mapa da área de estudo representando a região sul do Brasil com suas respectivas classificações climáticas. A área foi dividida em 908 *grids* de $0,25 \times 0,25$ °. O voltinismo de *Spodoptera eridania* foi estimado para cada *grid*..... 57
- Figura 2.** Esquema da metodologia empregada para a obtenção dos dados de temperatura utilizados na modelagem do voltinismo de *Spodoptera eridania* na região sul do Brasil..... 59
- Figura 3.** Diferenças entre os modelos empregados para representar as relações entre temperatura e desenvolvimento de insetos. A figura “A” representa o modelo de graus-dia utilizando o método senoidal simples, com dois cortes horizontais de temperatura. Na figura “B”, a linha tracejada se refere ao modelo de graus-dia com método de média, enquanto que a linha cinza representa o modelo não linear Briere-2. 61
- Figura 4.** Voltinismo de *Spodoptera eridania* estimado pelo modelo não linear (Briere-2) e pelo modelo de graus-dia com o método de média e senoidal simples em diferentes anos e cenários de mudanças climáticas no sul do Brasil..... 64
- Figura 5.** Diferença em porcentagem entre o voltinismo atual e futuro estimado para *Spodoptera eridania* com diferentes modelos fenológicos e em diferentes cenários e anos de mudanças climáticas no sul do Brasil. Valores negativos e positivos se referem à redução e aumento no número de gerações da espécie, respectivamente..... 65
- Figura 6.** Número de dias abaixo do limiar térmico inferior (11,1 °C) e acima do limiar térmico superior de temperatura (34 °C) estimados para *Spodoptera eridania* nos 908 *grids* correspondentes à área de estudo no sul do Brasil..... 66

Figura 7. Diferença (%) entre o voltinismo estimado para *Spodoptera eridania* pelos modelos fenológicos em diferentes anos e cenários de mudanças climáticas no sul do Brasil. Valores negativos e positivos se referem à redução e ao aumento nas diferenças nas comparações pareadas entre os modelos fenológicos, respectivamente. 69

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1. Composição da dieta artificial para a criação de <i>S. eridania</i> (g/1.000g).	25
Tabela 2. Modelos matemáticos testados para a descrição da relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de <i>S. eridania</i>	29
Tabela 3. Tempo de desenvolvimento em dias (média $\pm$ erro padrão) de <i>Spodoptera eridania</i> em diferentes temperaturas.	32
Tabela 4. Peso pupal (média $\pm$ erro padrão) e porcentagem de pupas e adultos deformados de <i>Spodoptera eridania</i> em diferentes temperaturas.	33
Tabela 5. Desempenho dos nove modelos matemáticos empregados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de <i>Spodoptera eridania</i>	37
Tabela 6. Valores dos coeficientes ajustados e parâmetros mensuráveis de nove modelos empregados para descrever a taxa de desenvolvimento dos estágios imaturos e ciclo de <i>Spodoptera eridania</i>	38
Tabela 7. Número de coeficientes ajustados, parâmetros mensuráveis com significância biológica e precisão dos limiares térmicos estimados pelos nove modelos utilizados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de <i>Spodoptera eridania</i>	40

Capítulo 2

Tabela 1. Número de gerações de <i>Spodoptera eridania</i> (média $\pm$ erro padrão) estimado por diferentes modelos fenológicos em regiões com clima subtropical úmido (Cfa) e clima oceânico temperado (Cfb) na região sul do Brasil.	67
---	----

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AIC – Critério de Informação de Akaike

ANOVA – Análise de Variância

BOD – *Biochemical Oxygen Demand*

CCSM4 – *Community Climate System Model*

Cfa – Clima subtropical úmido

Cfb – Clima oceânico temperado

D(T) – Taxa de desenvolvimento na temperatura “T”

GDA – Graus-dia acumulado

GMC – *General Circulation Models*

HadGEM2-ES – *Hadley Center Global Environmental Model version 2 Earth System*

IPCC – *Intergovernmental Panel on Climate Change*

K – Constante térmica

MIP – Manejo Integrado de Pragas

MIROC5 – *Model for Interdisciplinary Research on Climate*

MLG – Modelo Linear Generalizado

PVC – *Polyvinyl chloride*

RCP – *Representative Concentration Pathways*

S – Erro da regressão

S. eridania – *Spodoptera eridania*

SQR – Soma dos Quadrados do Resíduo

T_i – Limiar térmico inferior

T_{max} – Temperatura máxima diária

T_{min} – Temperatura mínima diária

T_{opt} – Temperatura ótima para desenvolvimento

T_s – Limiar térmico superior

ΔAIC – Diferença entre Critérios de Informação de Akaike

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO GERAL	14
	REFERÊNCIAS	18
2	CAPÍTULO 1: EFEITO DA TEMPERATURA SOBRE O DESENVOLVIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DA LAGARTA-DAS-VAGENS, <i>Spodoptera eridania</i> (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)	21
2.1	INTRODUÇÃO	23
2.2	MATERIAL E MÉTODOS	25
2.2.1	Criação de <i>S. eridania</i> em laboratório	25
2.2.2	Influência da temperatura sobre o desenvolvimento e a sobrevivência de <i>S. eridania</i>	26
2.2.3	Análise estatística da influência da temperatura sobre o desenvolvimento e sobrevivência	28
2.2.4	Seleção de modelos de desenvolvimento	28
2.2.5	Avaliação dos modelos	29
2.3	RESULTADOS	31
2.3.1	Efeito da temperatura no desenvolvimento e sobrevivência de <i>S. eridania</i>	31
2.3.2	Seleção de modelos fenológicos para <i>S. eridania</i>	35
2.4	DISCUSSÃO	42
2.5	CONCLUSÃO	47
	REFERÊNCIAS	48
3	CAPÍTULO 2: MUDANÇAS CLIMÁTICAS E VOLTINISMO DE <i>Spodoptera eridania</i> (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO SUL DO BRASIL ESTIMADO COM DIFERENTES MODELOS FENOLÓGICOS	52
3.1	INTRODUÇÃO	54
3.2	MATERIAL E MÉTODOS	57

3.2.1	Obtenção de dados climáticos presentes e futuros	57
3.2.2	Estimativa do voltinismo de <i>S. eridania</i>	59
3.2.3	Análise estatística	61
3.3	RESULTADOS.....	63
3.3.1	Voltinismo de <i>S. eridania</i> no presente.....	63
3.3.2	Mudanças climáticas e o voltinismo de <i>S. eridania</i>	63
3.3.3	Número de dias acima dos limiares térmicos tolerados por <i>S. eridania</i>	66
3.3.4	Voltinismo nas regiões climáticas Cfa e Cfb.....	67
3.3.5	Diferenças no voltinismo de <i>S. eridania</i> entre os modelos.....	68
3.3.6	Decomposição da variação no voltinismo	68
3.4	DISCUSSÃO	70
3.5	CONCLUSÃO	75
	REFERÊNCIAS	76
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS	80

1 INTRODUÇÃO GERAL

A lagarta-das-vagens ou lagarta-das-folhas, *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae), é nativa dos trópicos americanos e possui uma ampla ocorrência na América Central e do Sul, com relatos de incidência nos estados do sudeste até o oeste dos Estados Unidos (CAPINERA, 2018). São crescentes os registros de danos causados por *S. eridania* (MIRANDA et al., 2015), uma vez que a espécie apresenta grande voracidade e alta capacidade reprodutiva (PARRA; PRECETTI; KARSTEN JR, 1977; MATTANA; FOERSTER, 1988; SANTOS et al. 2010). O seu hábito alimentar polífago favorece o consumo de plantas com características morfológicas e fisiológicas distintas, o que resulta em uma maior plasticidade na alimentação e facilita a manutenção do ciclo reprodutivo da espécie (FAVETTI; BUTNARIU; FOERSTER, 2015). Os prejuízos causados por *S. eridania* podem ser significativos, pois em algumas culturas a lagarta causa danos diretos desde o início do estágio vegetativo até a maturação de flores e frutos (GALLO et al., 2002). Adicionalmente, podem causar danos secundários, pois em alguns casos, as injúrias causadas nas plantas podem servir como porta de entrada para patógenos (GAZZONI; YORINORI, 1995; BORTOLI et al., 2012). Em algumas brássicas, por exemplo, o potencial de injúria de *S. eridania* é comparativamente superior ao ocasionado pela traça-das-crucíferas, *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Yponomeutidae), que é considerada a principal praga no cultivo dessas culturas (MICHEREFF FILHO et al., 2006).

Ao se alimentarem, as lagartas de *S. eridania* cortam as plantas jovens na base do caule (JESUS et al., 2013) e, em plantas mais desenvolvidas, são desfolhadoras (CAPINERA, 2018). Nos instares iniciais, as lagartas se alimentam vorazmente, na maioria dos casos esqueletizando as folhas e, à medida que se desenvolvem, passam a se alimentar também das partes reprodutivas das plantas (NORA; REIS FILHO; STUKER, 1989; BORTOLLI et al., 2012; MIRANDA et al., 2015). Em condições de estresse ocasionado pela falta de alimento, as larvas podem consumir porções apicais dos ramos e até mesmo perfurar tecidos do caule. Devido à capacidade de sobrevivência e reprodução em diversas plantas hospedeiras, a lagarta-das-vagens consegue se manter ao longo de todo o ano próxima a áreas de cultivo. No Brasil, a espécie foi encontrada em diferentes regiões do país, causando danos em diversas culturas, como no algodão, soja, maçã, tomate, repolho entre outras (PARRA; PRECETTI; KARSTEN JR, 1977; MATTANA; FOERSTER, 1988; NORA; REIS FILHO; STUKER,

1989; GALLO et al., 2002; SANTOS; MENEGUIM; NEVES, 2005; BORTOLLI et al., 2012; JESUS et al., 2013).

A elevada incidência de *S. eridania* em cultivos agrícolas se deve principalmente às práticas de manejo inadequadas (SOUZA et al., 2014). A ineficiência dessas práticas, aliadas ao potencial de sobrevivência e reprodução em diferentes plantas hospedeiras, pode fazer com que a espécie tenha o seu potencial de desenvolvimento favorecido, o que contribui para o aumento populacional acima dos níveis de controle. Inseticidas químicos convencionais são utilizados quase que exclusivamente para o manejo da espécie como um controle emergencial (SHANNAG; CAPINERA; FREIHAT, 2015), tendo em vista que não existem produtos registrados para o controle da *S. eridania* (AGROFIT, 2019).

Nesse cenário, faz-se necessário o emprego de práticas alternativas para o controle de *S. eridania*, principalmente aquelas de acordo com os princípios do Manejo Integrado de Pragas (MIP). Diversas espécies de inimigos naturais atuam no controle biológico da espécie em campo, como por exemplo, parasitoides, predadores e organismos entomopatogênicos (HUYZA E LOAYZA, 1993), os quais se configuram como técnicas mais adequadas e sustentáveis para o manejo da espécie. O emprego da bactéria *Bacillus thuringiensis*, por exemplo, pode controlar mais de 80% das populações das lagartas em primeiro instar, e para as lagartas de terceiro instar pode-se obter até 100% de mortalidade após 84 horas de aplicação (PEREIRA et al., 2009). No entanto, a aplicação da bactéria pode não ser eficiente contra lagartas mais desenvolvidas de *S. eridania* (MICHEREFF FILHO et al., 2006) e, portanto, para o controle efetivo da praga é indicado que as pulverizações sejam realizadas aos primeiros sinais de ataque, quando as lagartas estiverem nos ínstares iniciais de desenvolvimento. Nesse caso, é necessária uma sincronia entre o momento ideal de aplicação com a fase de desenvolvimento mais suscetível do inseto.

Para o aprimoramento de estratégias de MIP, no entanto, é necessário o conhecimento dos fatores que influenciam a biologia do inseto praga a ser controlado. A temperatura é o principal fator abiótico que interfere na biologia dos insetos (DENLINGER; YOCUM, 1998; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017), tendo em vista que são animais ectotérmicos e que conseqüentemente, dependem de fontes externas de calor para regulação da temperatura corporal. Assim, os insetos são considerados altamente sensíveis à temperatura, tendo o seu desenvolvimento, sobrevivência e reprodução afetados por esse fator (DENLINGER; YOCUM, 1998; BOWLER; TERBLANCHE, 2008; NETHERER; SCHOPF, 2010; BORTOLOTTI et al., 2012). A temperatura pode induzir mudanças na duração do

ciclo de vida e, conseqüentemente, no número de gerações anuais (voltinismo) e na densidade populacional de insetos, afetando sua distribuição em nível local e regional (BALE et al., 2002). O conhecimento do efeito da temperatura sobre um inseto pode ainda ser utilizado para obter informações sobre os limiares térmicos letais para a espécie. Essas informações, aliadas a modelos fenológicos, possibilitam estimar a probabilidade de sobrevivência e a ocorrência de pragas em campo (NIETSCHKE et al., 2007).

Modelos fenológicos são considerados ferramentas importantes no MIP (BORCHERT et al., 2004). Muitas vezes, a baixa eficiência no controle de insetos pragas se deve à falta de sincronia entre o momento de adoção de medidas de controle e a ocorrência do estágio mais suscetível da praga em campo. Essa informação ganha importância quando se evidencia que algumas medidas de controle tendem a ser mais eficientes contra determinados estágios de desenvolvimento da praga (WAGNER; OLSEN; WILLERS, 1991; AHN; YANG; JUNG, 2012). Nesse contexto, os modelos podem auxiliar na sincronização entre a adoção de medidas de controle e a ocorrência dos estágios de vida mais vulneráveis da praga, maximizando a eficiência do controle (BORCHERT et al., 2004; MARCHIORO et al., 2015).

A modelagem também pode ser empregada para compreender como as mudanças climáticas podem afetar a dinâmica populacional, ocorrência e distribuição de insetos (RAO et al., 2015). Em decorrência do aumento previsto na temperatura média do planeta nas próximas décadas (IPCC, 2014), o interesse em avaliar o efeito da temperatura sobre os insetos, especialmente aqueles de importância médica e agrícola, tem aumentado (NETHERER; SCHOPF, 2010; YAN et al., 2017). Em estudos que avaliam os impactos das mudanças climáticas sobre os insetos, estes modelos podem ser empregados para estimar a taxa de desenvolvimento destes organismos em diferentes cenários, colaborando para determinar o voltinismo e prever quais regiões poderão ter maiores prejuízos devido a um incremento na intensidade de ataques (RAO et al., 2015, JACQUES et al., 2019). Essa maior incidência de danos pode ocorrer devido o aumento no número de gerações anuais, que favorece o crescimento populacional dos insetos (TOBIN et al., 2008; NETHERER; SCHOPF, 2010). Além disso, o aumento do número de gerações também acelera o processo de adaptação dos insetos às alterações climáticas (WALTHER et al., 2002; NETHERER; SCHOPF, 2010).

Diante do fato de que a temperatura influencia diretamente o desenvolvimento dos insetos, e de que a ocorrência de artrópodes-pragas nas culturas pode ser amplamente influenciada pelas mudanças climáticas, a presente dissertação objetivou avaliar o

desenvolvimento da *S. eridania* em diferentes temperaturas e estimar o voltinismo da espécie no sul do Brasil em diferentes cenários de mudanças climáticas para 2050 e 2070. Para isso, a dissertação foi dividida em dois capítulos. No primeiro, foi avaliada a influência da temperatura sobre o desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*. Os dados de tempo de desenvolvimento em diferentes temperaturas foram utilizados para ajustar e selecionar os modelos fenológicos que melhor descrevem a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento da espécie. No segundo capítulo, os modelos fenológicos selecionados foram empregados para avaliar os impactos que o aquecimento global pode exercer sobre o voltinismo de *S. eridania* na região sul do Brasil em diferentes cenários de mudanças climáticas.

REFERÊNCIAS

- AGROFIT. **Sistema de Agrotóxicos Fitossanitários**. Disponível em: <http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons> Acesso em: 24 dez. 2019.
- AHN, J, J; YANG, C, Y; JUNG, C. Model of *Grapholita molesta* spring emergence in pear orchards based on statistical information criteria. **Journal of Asia Pacific Entomology**, v.15, n. 4, p. 589–593, 2012.
- BALE, J, S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 2002.
- BORCHERT D, M. et al. Oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) phenology and management with methoxyfenozide in North Carolina apples. **Journal of Economic Entomology**, v. 97, n. 4, p. 1353–1364, 2004.
- BORTOLLI, L, C. et al. Biologia e tabela de vida de fertilidade de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em morangueiro e videira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, SP, v. 34, n. 4, p. 1068-1073, 2012.
- BORTOLOTTTO, O, C. et al. Características biológicas de *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes temperaturas. **Revista Ecosystema**, Espírito Santo do Pinhal, SP, v. 36, n. 2, p. 75-80, 2012.
- BOWLER, K; TERBLANCHE, J, S. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? **Biological Reviews**, v.83, n.3, p. 339-355, 2008.
- CAPINERA, J, L. Southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). **EENY-16, UF/IFAS Extension**, Gainesville p. 4, 2018.
- DENLINGER, D, L; YOCUM, G, D. Physiology of heat sensitivity. In G.J. Hallman & D.L. Denlinger (eds.), **Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management**. Boulder: Westview Press, 311p. 1998.
- FAVETTI, B, M; BUTNARIU, A, R; FOERSTER, L, A. Biologia e capacidade reprodutiva de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera, Noctuidae) em diferentes cultivares de soja. **Revista Brasileira de Entomologia**. São Paulo, SP, v. 59, n. 2, 2015.
- GALLO, D. et al. **Entomologia Agrícola. FEALQ: Piracicaba**, 920p. 2002.
- GAZZONI, D, L; YORINORI, J, T. **Manual de identificação de pragas e doenças da soja**. p. 128. Embrapa – SPI: Brasília, 1995.
- HUIZA, I, R; LOAYZA, R, M. Los controladores biológicos de *Spodoptera eridania* (Cramer) en la costa central del Perú. **Revista Peruana de Entomologia**, v. 35, p. 121-124, 1993.
- IPCC - Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change (ed. by. (ed. by R. K. Pachauri and L. A. Meyer), Geneva, Switzerland, p. 151, 2014.

- JACQUES, J. et al. Climate change and voltinism of *Mythimna sequax*: the location and choice of phenological models matter. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 21, n. 4, p. 431-444, 2019.
- JESUS, F. G. et al. Desenvolvimento de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes hospedeiros. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, SP, v. 80, n. 4, p. 430-435, 2013.
- MARCHIORO, C. A; KRECHMER, F. S; FOERSTER L, A. Estimating the development rate of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) using linear and non-linear models. **Pest Management Science**, v. 73, p. 1486-1493, 2017.
- MARCHIORO, C. A. et al. Reliability of degree-day models to predict the development time of *Plutella xylostella* (L.) under field conditions. **Neotropical Entomology**. v. 44, p. 574-579, 2015.
- MATTANA, A. L; FOERSTER, L. A. Ciclo de vida de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em um novo hospedeiro, Bracatinga (*Mimosa scabrella* Benth) (Leguminosae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**. v. 17, p. 173-183, 1988.
- MICHEREFF FILHO, M. et al. **Produtos para controle de *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) em cultivo orgânico de repolho**. Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 146. Embrapa: Brasília, 2006.
- MIRANDA, J. E. et al. **Guia de identificação de pragas do algodoeiro**. Embrapa Algodão: Campina Grande, PB, 2015.
- NETHERER, S; SCHOPF, A. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests-General aspects and the pine processionary moth as specific example. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 831-838, 2010.
- NIETSCHKE, B. S. et al. A developmental database to support insect phenology models. **Crop Protection**, v. 26, n. 9, p. 1444-1448, 2007.
- NORA, I; REIS FILHO, W; STUKER, H. Danos de lagartas em frutos e folhas da macieira: Mudanças no agroecossistema ocasionam o surgimento de insetos indesejados nos pomares. **Agropecuária Catarinense**, v. 2, p. 54-55, 1989.
- PARRA, J. R. P; PRECETTI A, A, C, M; KARSTEN JR, P. Aspectos biológicos de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em soja e algodão. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 16, p. 147-155, 1977.
- PEREIRA, J. M. et al. Mortalidade de lagartas de *Spodoptera eridania* (Cramer) pela utilização de *Bacillus thuringiensis* (Berliner). **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v.39, p. 140-143, 2009.
- RAO, M. S. et al. Model and scenario variations in predicted number of generations of *Spodoptera litura* Fab. on peanut during future climate change scenario. **Plos One**, v. 10, n. 2, 2015.
- SANTOS, K. B; MENEGUIM, A. M; NEVES, P. M, O, J. Biologia de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em Diferentes Hospedeiros. **Neotropical Entomology**, Londrina, PR, v. 34, n. 6, p. 903-910, 2005.

- SANTOS, K, B. et al. Caracterização de danos de *Spodoptera eridania* (Cramer) e *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) em estruturas de algodoeiro. **Neotropical Entomology**. Londrina, PR, v. 39, n.4, p. 626-631, 2010.
- SHANNAG, H, K; CAPINERA, J, L; FREIHAT, N, M. Effects of neem-based insecticides on consumption and utilization of food in larvae of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal Of Insect Science**, v. 15, n. 1, p. 152-157, 2015.
- SOUZA, B, H, S, D. et al. Aspectos bionômicos de *Spodoptera eridania* (Cramer): uma praga em expansão na cultura da soja na região do cerrado brasileiro. **EntomoBrasilis**, v. 7, n. 2, p. 75-80, 2014.
- TOBIN, P, C. et al. Historical and projected interactions between climate change and insect voltinism in a multivoltine species. **Global Change Biology**, v, 14, p. 951–957, 2008.
- WAGNER, T, L; OLSEN, R, L; WILLERS, J, L. Modeling arthropod development time. **Journal of Agricultural Entomology**, v. 8, n. 4, p. 251–270. 1991.
- WALTHER, G, R. et al. Ecological responses to recente climate change. **Nature**, v. 416, p. 389–395, 2002.
- YAN, Y. et al. Potential distribution changes of invasive crop pest species associated with global climate change. **Applied Geography**, v. 82, p. 83-92, 2017.

2 CAPÍTULO 1: EFEITO DA TEMPERATURA SOBRE O DESENVOLVIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DA LAGARTA-DAS-VAGENS, *Spodoptera eridania* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

RESUMO

A lagarta-das-vagens, *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782), é uma praga polífaga que possui ampla distribuição nos trópicos americanos. Dada a crescente importância da espécie como praga de diversas culturas, é fundamental conhecer os fatores que afetam o seu desenvolvimento a fim de desenvolver métodos de manejo. Considerando que a temperatura é o principal fator abiótico que afeta a biologia dos insetos, este estudo avaliou o desenvolvimento e a sobrevivência de *S. eridania* em diferentes temperaturas (15, 20, 25, 28, 32 e 34 ± 2 °C), e selecionou modelos fenológicos para estimar os limiares térmicos para o desenvolvimento da espécie. Nove modelos fenológicos foram empregados para descrever a taxa de desenvolvimento de *S. eridania* em função da temperatura, e o melhor modelo foi selecionado com base em critérios estatísticos e na sua capacidade de estimar parâmetros de significância biológica com precisão. A espécie *S. eridania* completou seu ciclo de desenvolvimento entre 15 e 32 °C, mas a 34 °C não houve eclosão de lagartas. Observou-se menor sobrevivência e maior deformação em pupas e adultos nas temperaturas extremas avaliadas (15 °C e 32 °C). A temperatura de 25 °C foi a que proporcionou índices de sobrevivência mais elevados. O limiar térmico inferior de desenvolvimento da espécie estimado por diferentes modelos variou de 7,4 a 11,0 °C, enquanto o limiar superior variou entre 32,0 e 34,0 °C. A temperatura ótima, que é aquela que proporciona a maior taxa de desenvolvimento, foi estimada em 33,4, 31,7, 31,7 e 31,1 °C para os estágios de ovo, larva, pupa e ciclo ovo-adulto, respectivamente. Foi estimado que a espécie consegue se desenvolver em uma faixa de temperatura de até 23 °C entre os limiares térmicos inferior e superior. Esse resultado ajuda a explicar a ampla distribuição da espécie em regiões com condições climáticas distintas. O desempenho dos modelos variou de acordo com os estágios imaturos avaliados, mas, em geral, de acordo com os critérios estatísticos, todos os modelos obtiveram desempenho satisfatório. Apenas após a avaliação da acurácia dos limiares estimados pelos modelos foi possível definir que o modelo Briere-2, Lactin-2 e Shi são os mais adequados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de *S. eridania*. Esses resultados contribuem para o desenvolvimento de estratégias de manejo da espécie por meio da previsão da ocorrência de estágios imaturos de *S. eridania* em campo, determinando o melhor período para a adoção de medidas de controle.

Palavras-chave: Taxa de desenvolvimento, Biologia de insetos, Modelos fenológicos, Modelos não lineares, Insetos pragas.

CHAPTER 1: EFFECTS OF TEMPERATURE ON THE DEVELOPMENT AND SURVIVAL OF THE SOUTHERN ARMYWORM, *Spodoptera eridania* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE)

ABSTRACT

The southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782) is a polyphagous pest widely distributed in the American tropics. The knowledge on the abiotic factors influencing insect development is a key step for the development of management strategies. Given that temperature is the most important abiotic factor affecting insect development, this study evaluated the development and survival of *S. eridania* reared at different temperatures (15, 20, 25, 28, 32 e 34 ± 2 °C), and selected phenological models to estimate its temperature thresholds. Nine phenological models were used to describe the developmental rate of *S. eridania* as a function of temperature, and the best models were selected based on statistical criteria and on the models' capacity in accurately estimate parameters with biological significance. The southern armyworm completed its development between 15 °C and 32 °C, but at 34 °C the larvae did not hatched. Lower survival rates and greater deformation in pupae and adults were recorded at the extreme temperatures evaluated (15 °C e 32 °C). The highest survival rate was recorded at 25 °C. The estimated lower thermal threshold varied among models, ranging from 7.4 °C and 11.0 °C, while the upper threshold varied between 32.0 °C and 34.0 °C. The estimated optimum temperature for the development of the egg, larval, pupal and egg-adult life cycle stages was 33.4 °C, 31.7 °C, 31.7 °C and 31.1 °C, respectively. The models predicted that *S. eridania* can develop in a range of 23°C between the lower and upper thermal thresholds. This result helps to explain the wide distribution of this species in regions with different climatic conditions. The performance of the models varied according to the immature stages, but in general all models showed a good fit to the observed data according to the statistical criteria. Only when the accuracy of the estimated thermal thresholds was assessed it was possible to determine that the models Briere-2, Lactin-2, and Shi were the ones that best described the relationship between temperature and development rate of *S. eridania*. These findings can be used in the development of management strategies using phenological models to predict the occurrence of *S. eridania* in the field, allowing the definition of the best moment for the implementation of control measures.

Key words: Development rate, Insect biology, Phenological models, Nonlinear models, Insect pests.

2.1 INTRODUÇÃO

A espécie *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae), conhecida popularmente como lagarta-das-vagens ou lagarta-das-folhas, é uma praga polífaga nativa dos trópicos americanos, com ampla distribuição na América Central, América do Sul e Caribe (CAPINERA, 2018). Ao todo, mais de 200 espécies de plantas distribuídas em 58 famílias foram descritas como hospedeiras de *S. eridania* (MONTEZANO et al., 2014). Dentre essas espécies, diversas são de interesse econômico, com destaque para abacate, algodão, amendoim, batata, batata-doce, beterraba, berinjela, cenoura, citros, couve, feijão, girassol, melancia, pimenta, quiabo, repolho, soja e tomate, entre outras (CAPINERA, 2018). Também há registros de danos em espécies nativas utilizadas em reflorestamentos (MATTANA; FOERSTER, 1988) e em plantas utilizadas como cobertura do solo (JESUS et al., 2013). Em culturas de grande interesse econômico como a soja e o algodoeiro, as lagartas causam danos no estágio vegetativo (desfolha) e reprodutivo (injúrias nos frutos) (MIRANDA et al., 2015), sendo um problema tanto em áreas onde se pratica rotação de culturas, como em áreas de pousio, uma vez que ao final do ciclo das plantas cultivadas, as lagartas migram para plantas silvestres (SANTOS et al., 2005; JESUS et al., 2013).

Spodoptera eridania é uma espécie polífaga, o que facilita sua ocorrência ao longo de todo o ano nas proximidades das lavouras. Portanto, o desenvolvimento de estratégias de controle de acordo com os princípios do Manejo Integrado de Pragas (MIP) é fundamental. Uma importante etapa para o desenvolvimento de estratégias do MIP envolve o conhecimento dos fatores que influenciam a biologia da praga. A temperatura é o fator abiótico que mais afeta a biologia dos insetos (DENLINGER; YOCUM, 1998; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017), incluindo parâmetros como duração do ciclo de vida, voltinismo (número de gerações) e densidade populacional. Adicionalmente, a temperatura também pode induzir alterações na sincronia com as culturas e nas interações interespecíficas, bem como sobre a distribuição geográfica, colaborando no aumento do risco de invasão por pragas, ou favorecendo a colonização e extinção de determinada espécie (PORTER et al., 1991; BALE et al., 2002; NETHERER; SCHOPF, 2010).

Modelos fenológicos são comumente utilizados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de insetos. A relação entre a temperatura e o desenvolvimento dos insetos tende a não ser linear quando toda a faixa de temperaturas toleradas pelo organismo é considerada (LOGAN et al., 1976, LACTIN et al., 1995,

MARCHIORO; KRECHMER; FOERSTER, 2017). Em geral, essa relação é dividida em três fases: na primeira, em temperaturas próximas ao limiar térmico inferior, a taxa de desenvolvimento aumenta não linearmente a partir de zero; na segunda fase, a taxa de desenvolvimento é linearmente proporcional à temperatura; e na terceira fase, após atingir a temperatura ótima, a taxa de desenvolvimento decresce com o aumento na temperatura (LOGAN et al., 1976). Embora a resposta da maioria dos insetos à temperatura siga o padrão descrito acima, variações são esperadas de acordo com a espécie, sendo necessária a escolha do modelo mais adequado a cada organismo (QUINN, 2017). O conhecimento sobre os limiares térmicos tolerados por insetos pragas, bem como a seleção de modelos fenológicos adequados às espécies, são importantes para estimar a ocorrência de diferentes estágios de desenvolvimento da praga em campo, facilitando a sincronização entre o método de controle e os estágios suscetíveis do inseto (NIETSCHKE et al., 2007).

Estudos anteriores avaliaram o efeito da temperatura sobre *S. eridania* (FOERSTER; DIONÍSIO, 1989, BORTOLOTTTO et al., 2012), porém os experimentos foram realizados com bracinga, *Mimosa scabrella* Betham, uma espécie considerada hospedeiro potencial (FOERSTER; DIONÍSIO, 1989), ou alimentadas com dieta artificial e em uma faixa restrita de temperaturas, desconsiderando àquelas abaixo de 25 °C (BORTOLOTTTO et al., 2012). O ajuste de modelos utilizando uma faixa de temperaturas mais ampla tende a aumentar o desempenho de funções mais complexas e facilitar a seleção dos melhores modelos (QUINN, 2017). Além disso, os limiares térmicos inferiores de desenvolvimento para a espécie foram estimados com uma regressão linear (FOERSTER; DIONÍSIO, 1989), ignorando o caráter não linear do desenvolvimento de insetos em função da temperatura. Nesse sentido, apesar da importância econômica de *S. eridania* como inseto praga de diversas culturas agrícolas, percebe-se a falta de estudos mais amplos sobre os efeitos da temperatura no desenvolvimento da espécie. Também, não há pesquisas sobre a seleção de modelos fenológicos não lineares que descrevam adequadamente a relação entre a temperatura e seu desenvolvimento.

Nesse contexto, este estudo teve como objetivo avaliar o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*. Esses dados foram utilizados para ajustar modelos lineares e não lineares a fim de selecionar os que melhor descrevem a relação entre a temperatura e a taxa de desenvolvimento da espécie. Esta pesquisa testou a hipótese de que a temperatura exerce um importante papel no desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*, e também que a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento da espécie pode ser descrita com modelos fenológicos.

2.2 MATERIAL E MÉTODOS

A criação e os experimentos de avaliação do efeito da temperatura sobre o desenvolvimento de *S. eridania* foram conduzidos no Laboratório de Zoologia, da Universidade Federal de Santa Catarina, Campus de Curitibanos (27°16'58''S, 50°32'02''O e altitude de 1096 metros).

2.2.1 Criação de *S. eridania* em laboratório

A criação de *S. eridania* foi estabelecida em laboratório a partir de posturas obtidas na cultura da soja, *Glycine max* (L.) Merr., cultivar 5909RR, localizada no município de São José dos Pinhais, no estado do Paraná (25°36'43''S, 49°08'22''W). As lagartas foram criadas em câmaras climatizadas do tipo BOD reguladas a 25 ± 2 °C, com umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. Durante a fase larval, as lagartas foram alimentadas com dieta artificial proposta por Marchioro e Foerster (2012) (Tabela 1), fornecida em recipientes plásticos de 100 ml contendo aproximadamente 40 ml de dieta. Foram mantidas três lagartas em cada recipiente até atingirem o estágio de pupa, quando foram transferidas para caixas do tipo Gerbox® (11 cm de largura x 11 cm de comprimento x 3,5 cm de altura). A sexagem das pupas foi realizada observando a abertura anal e genital (ZENKER; SPECHT; CORSEUIL, 2007).

Tabela 1. Composição da dieta artificial para a criação de *S. eridania* (g/1.000g).

Componentes	Volume (g)
Água destilada	824,04
Ágar	13,20
Feijão Carioca	99,00
Gérmen de trigo	33,00
Levedura de cerveja	19,80
Ácido ascórbico	1,98
Mistura de vitaminas Vanderzant ¹	5,28
Ácido sórbico	0,66
Formaldeído	1,32
Metil- <i>p</i> - hidroxibenzoato (nipagin)	0,66
Sulfato de tetraciclina	0,05

¹ Niacinamida (1,0 mg), pantotenato de cálcio (1,0 mg), riboflavina (0,5 mg), tiamina (0,25 mg), piridoxina (0,25 mg), ácido fólico (0,10 mg), biotina 0,02 mg), vitamina B₁₂ (0,002 mg).

Após a emergência dos adultos, os mesmos foram mantidos em gaiolas de PVC (35 cm de altura x 20 cm diâmetro), fechadas com tecido *voil* na extremidade superior, e revestidas com papel sulfite, utilizado como superfície de oviposição pelas fêmeas. A alimentação dos adultos consistiu de uma solução de mel silvestre a 10% diluído em água destilada e fornecida em recipientes plásticos contendo algodão embebido na solução. As folhas de sulfite contendo as massas de ovos foram trocadas três vezes por semana. As massas de ovos foram fixadas com fitas adesivas nas tampas de recipientes plásticos (300 ml) contendo aproximadamente 100 ml de dieta artificial, para que as lagartas recém-eclodidas tivessem acesso ao alimento.

2.2.2 Influência da temperatura sobre o desenvolvimento e a sobrevivência de *S. eridania*

Os experimentos foram conduzidos em delineamento experimental inteiramente casualizado, considerando cada indivíduo como uma repetição. A influência da temperatura sobre a duração e sobrevivência dos estágios imaturos da *S. eridania* foi avaliada em câmaras climatizadas reguladas nas temperaturas constantes de 15, 20, 25, 28, 32 e 34 ± 2 °C, com umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. Considerando que a temperatura de 34 °C não possibilitou o desenvolvimento embrionário de *S. eridania*, esta temperatura não foi testada nos demais estágios.

Para avaliar o efeito da temperatura sobre o desenvolvimento embrionário, 20 ovos recém-ovipositados foram separados com o auxílio de um pincel de ponta fina e distribuídos em recipiente plástico de 80 ml (8 cm de altura x 7 cm de diâmetro) forrado com papel toalha para absorver o excesso de umidade. Esse procedimento foi repetido 11 vezes para cada temperatura avaliada. Diariamente foi contabilizado o número de lagartas eclodidas a fim de calcular o tempo de desenvolvimento do estágio de ovo.

Para avaliar o desenvolvimento e a sobrevivência dos estágios imaturos, para cada tratamento foram individualizadas 150 lagartas recém-eclodidas em recipientes plásticos de 150 ml e mantidas em câmaras climatizadas reguladas nas temperaturas constantes citadas anteriormente. As lagartas foram alimentadas com folhas de brócolis, *Brassica oleracea* var. *italica*, que é um dos hospedeiros da espécie (Figura 1). As trocas de alimento e limpeza dos recipientes foram realizadas diariamente, tomando-se o cuidado para não interferir e tocar na

larva. Da mesma forma, o registro do estágio de desenvolvimento e sobrevivência dos imaturos foi realizado diariamente, sendo avaliados os seguintes parâmetros biológicos: sobrevivência e tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos, peso pupal (mg) e porcentagem de deformação em pupas e adultos. O peso pupal, a sexagem e o registro da presença de deformações na pupa foram realizados 48h após os indivíduos puparem. A padronização da idade da pupa durante a pesagem foi necessária uma vez que a mesma perde peso continuamente até a emergência do adulto. As pupas foram pesadas com o auxílio de uma balança analítica de precisão, e a sexagem determinada de acordo com a observação da abertura anal e genital (ZENKER; SPECHT; CORSEUIL, 2007). As pupas foram consideradas deformadas quando apresentavam alongamento dos segmentos abdominais, alterações morfológicas nas asas ou aspecto atípico da região da cabeça (FERNANDES, 2003). Os adultos que apresentaram asas defeituosas e incapacidade de se desprender da pupa foram considerados deformados (NG; DAVIS; WILLIAMS, 1985).

Figura 1. Experimentos realizados avaliando o desenvolvimento larval de *Spodoptera eridania* alimentadas com folhas de brócolis, *Brassica oleracea* var. itálica, em diferentes temperaturas.



Fonte: elaborado pelo autor.

2.2.3 Análise estatística da influência da temperatura sobre o desenvolvimento e sobrevivência

Os dados foram analisados com Modelos Lineares Generalizados (MLG), utilizando-se o pacote ‘glm’ no ambiente computacional R (RSTUDIO TEAM, 2018). Para a análise do tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos utilizou-se a família de distribuição gama e a função de ligação identidade, enquanto que para a análise de peso de pupas empregou-se a família de distribuição gaussiana e a função de ligação identidade, considerando a temperatura e o sexo como fatores ($P < 0,05$). Para as análises sobre a deformação em pupas e adultos, bem como a sobrevivência dos estágios imaturos, empregou-se MLG com família de distribuição binomial e função de ligação logística, e calcularam-se as porcentagens para essas análises. Quando diferenças significativas foram detectadas, o teste de Tukey foi utilizado para comparação entre médias a um nível de significância de 5%. Foram construídas curvas de sobrevivência para cada uma das temperaturas avaliadas e, posteriormente, comparadas com o método não paramétrico de Kaplan-Meier (KAPLAN; MEIER, 1958), utilizando-se o pacote *survival* no ambiente computacional R (RSTUDIO TEAM, 2018).

2.2.4 Seleção de modelos de desenvolvimento

Os dados de tempo de desenvolvimento em diferentes temperaturas foram usados para a estimativa dos limiares térmicos de desenvolvimento. Dois modelos lineares e sete modelos não lineares comumente empregados na literatura (Tabela 2) foram ajustados à taxa de desenvolvimento ($1/\text{tempo de desenvolvimento}$) observada para os diferentes estágios imaturos nas temperaturas avaliadas. O modelo linear simples foi utilizado para estimar o limiar térmico inferior (T_i) e a constante térmica (K) pelo método de intersecção do eixo x ($T_i = -a/b$) e pelo cálculo da recíproca do coeficiente angular ($K = 1/b$), respectivamente (CAMPBELL et al., 1974). Os modelos não lineares e seus parâmetros estimados são descritos na Tabela 2. Todos os parâmetros dos modelos foram estimados com o *software Table Curve 2D* (SYSTAT INC, 2002) utilizando o algoritmo de Levenberg-Marquardt.

Tabela 2. Modelos matemáticos testados para a descrição da relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de *Spodoptera eridania*.

Modelo	Equação	Referência
Linear simples	$D(T) = a + bT$	Campbell et al. (1974)
β type	$D(T) = \rho(a - T/10)(T/10)\beta$	Damos et al.(2008)
Briere-1	$D(T) = aT(T - T_i)(T_s - T)^{1/2}$	Briere et al. (1999)
Briere-2	$D(T) = aT(T - T_i)(T_s - T)^{1/m}$	Briere et al. (1999)
Lactin-2	$D(T) = e^{(\rho T)} - e^{(pTl - (Tl - T)/\Delta)} + \lambda$	Lactin et al. (1995)
Logan-6	$D(T) = \psi[e^{(pT)} - e^{(pT_s - (T_s T)/\Delta)}]$	Logan et al. (1976)
Polinomial	$D(T) = a(T)^3 + b(T)^2 + c(T) + d$	Lamb et al. (1984)
Shi	$D(T) = m(T - T_i) [1 - e^{k(T - T_s)}]$	Shi et al. (2011)
Taylor	$D(T) = Rm \{-0.5[(T - T_{opt})/T_i]^2\}$	Taylor (1981)

Nas diferentes equações, K , T_i , T_s e T_{opt} são, respectivamente, a constante térmica, o limiar térmico inferior, o limiar térmico superior e a temperatura ótima para o desenvolvimento. Na equação linear simples, D é o tempo de desenvolvimento e T é a temperatura e nas demais equações $D(T)$ se refere à taxa de desenvolvimento na temperatura T . Os demais parâmetros são coeficientes ajustados.

2.2.5 Avaliação dos modelos

Para a avaliação dos modelos, foram utilizados critérios estatísticos que demonstraram a qualidade do ajuste em relação aos dados observados, bem como a capacidade em estimar parâmetros de significância biológica com precisão (BRIERE et al., 1999; ROY; BRODEUR; CLOUTIER, 2002; KONTODIMAS et al., 2004; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017). Alguns modelos estimam parâmetros que descrevem a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento, enquanto outros explicam mecanismos fisiológicos e/ou bioquímicos relacionados à resposta do inseto à temperatura (BRIERE et al., 1999). Para este estudo, o limiar térmico inferior e superior, a temperatura ótima e a constante térmica foram consideradas como parâmetros de significância biológica (BRIERE et al., 1999; KONTODIMAS et al., 2004; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017). Esses parâmetros são importantes porque indicam os limiares térmicos tolerados pela espécie. Dessa maneira, modelos que permitiram estimar mais parâmetros com significância biológica foram favorecidos sobre os modelos que não estimaram ou estimaram poucos parâmetros.

Para avaliar a capacidade do modelo em descrever adequadamente os dados, foram utilizados o erro da regressão (S), a soma dos quadrados do resíduo (SQR) e o critério de informação de Akaike (AIC) (Equação 1).

$$AIC = n \ln (SQR/n) + 2k \quad (1)$$

Onde n é o número de tratamentos, SQR é a soma dos quadrados do resíduo, e k é o número de parâmetros do modelo. Este critério é amplamente utilizado para avaliar a qualidade relativa de modelos levando em consideração a complexidade (número de parâmetros) e a qualidade do ajuste, sendo que valores baixos de AIC indicam boa adequação do modelo (SANDHU et al., 2010). Adicionalmente, para comparação dos modelos, foi calculado o ΔAIC , que é a diferença entre o menor e o maior AIC obtido em cada estágio de desenvolvimento. Para este estudo, definiu-se que resultados de ΔAIC menores ou iguais a cinco indicam que o desempenho dos modelos é semelhante (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011).

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Efeito da temperatura no desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*

A duração do tempo de desenvolvimento dos estágios de ovo ($\chi^2 = 171,3$; gl = 4; $P < 0,001$), larva ($\chi^2 = 101,9$; gl = 4; $P < 0,001$), pupa ($\chi^2 = 77,9$; gl = 4; $P < 0,001$) e ciclo ovo-adulto ($\chi^2 = 64,3$; gl = 4; $P < 0,001$) apresentaram diferenças significativas entre as temperaturas avaliadas (Tabela 3). De modo geral, foi registrada uma relação inversamente proporcional entre temperatura e o tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos entre 15 a 32 °C.

O período de incubação dos ovos variou de 2,1 a 15,1 dias a 32 °C e 15 °C, respectivamente, sendo que a 34 °C não houve eclosão de lagartas (Tabela 3). A duração da fase larval variou entre 14,9 dias a 28 °C e 62,8 dias a 15 °C (Tabela 3). A 32 °C observou-se um aumento na duração do tempo de desenvolvimento larval (15,1 dias) em comparação a 28 °C (14,9 dias), apesar dessas diferenças não serem significativas. O tempo de desenvolvimento pupal variou de 7,4 a 44,2 dias nas temperaturas de 32 e 15 °C, respectivamente, enquanto que o ciclo ovo-adulto variou de 24,6 a 120,1 dias nessa mesma faixa de temperatura (Tabela 3). A duração da fase pupal foi influenciada pelo sexo ($\chi^2 = 39,7$; gl = 1; $P < 0,001$) e pela temperatura ($\chi^2 = 11004,1$; gl = 4; $P < 0,001$), sendo maior para os machos em todas as temperaturas estudadas (Tabela 3). Também foram registradas diferenças significativas na interação entre sexo e temperatura ($\chi^2 = 12,2$; gl = 4; $P = 0,016$) (Tabela 3).

Tabela 3. Tempo de desenvolvimento em dias (média $\pm$ erro padrão) de *Spodoptera eridania* em diferentes temperaturas.

Temperatura (°C)	Ovo ¹	Larva ¹	Pupa ¹			Ciclo ¹
			Macho	Fêmea	Média	
15	15,11 $\pm$ 0,04 a	62,80 $\pm$ 0,80 a	45,00 $\pm$ 0,59 aA	43,50 $\pm$ 0,57 aA	44,25 $\pm$ 0,76 a	120,16 $\pm$ 1,18 a
20	6,35 $\pm$ 0,01 b	38,40 $\pm$ 0,44 b	18,94 $\pm$ 0,51 bA	16,96 $\pm$ 0,37 bB	17,95 $\pm$ 0,23 b	62,70 $\pm$ 0,47 b
25	4,00 $\pm$ 0,008 c	20,00 $\pm$ 0,17 c	11,46 $\pm$ 0,07 cA	10,55 $\pm$ 0,08 cB	11,01 $\pm$ 0,09 c	35,01 $\pm$ 0,17 c
28	3,01 $\pm$ 0,007 d	14,90 $\pm$ 0,18 d	8,35 $\pm$ 0,25 dA	8,05 $\pm$ 0,24 dA	8,20 $\pm$ 0,12 d	26,11 $\pm$ 0,22 d
32	2,14 $\pm$ 0,01 e	15,10 $\pm$ 0,22 d	7,71 $\pm$ 0,21 dA	7,11 $\pm$ 0,18 dA	7,41 $\pm$ 0,17 d	24,65 $\pm$ 0,32 e
34	_2	_3	_3	_3	_3	_3

¹ Médias seguidas pela mesma letra minúscula nas linhas e maiúscula nas colunas não apresentaram diferenças estatísticas a um nível de significância de 5% pelo teste de Tukey.

² Não houve eclosão de lagartas nessa temperatura.

³ Parâmetros não avaliados nessa temperatura.

O peso das pupas foi influenciado significativamente pelo sexo ($F_{1, 342} = 160,5$; $P < 0,001$) e pela temperatura ($F_{4, 343} = 97,7$; $P < 0,001$), mas não pela interação entre estes dois fatores ($F_{4, 338} = 2,25$; $P = 0,062$). Em todas as temperaturas, as fêmeas foram mais pesadas que os machos. O peso pupal diminuiu com o aumento da temperatura (Tabela 4), porém não foram registradas diferenças estatísticas no peso pupal entre as temperaturas de 25 e 28 °C.

Não houve diferenças significativas na porcentagem de pupas deformadas ($\chi^2 = 7,4$; $gl = 4$; $P = 0,115$). Em contrapartida, foram registradas diferenças significativas na deformação de adultos entre as temperaturas avaliadas, com maior porcentagem de deformações a 15 °C, 28°C e 32 °C em relação às demais temperaturas ($\chi^2 = 30,9$; $gl = 4$; $P < 0,001$) (Tabela 4).

Tabela 4. Peso pupal (média $\pm$ erro padrão) e porcentagem de pupas e adultos deformados de *Spodoptera eridania* em diferentes temperaturas.

T (°C)	Peso das pupas (mg) ¹			Deformações (%) ¹	
	Machos	Fêmeas	Média	Pupas ^{NS}	Adultos
15	325,79 $\pm$ 6,5 A	394,59 $\pm$ 8,6 B	360,19 $\pm$ 5,4 a	9,30	13,79 a
20	278,41 $\pm$ 6,2 A	346,18 $\pm$ 7,5 B	312,29 $\pm$ 4,9 b	4,90	0,00 b
25	250,87 $\pm$ 3,8 A	307,85 $\pm$ 6,4 B	279,36 $\pm$ 3,6 c	3,10	0,00 b
28	249,61 $\pm$ 6,0 A	284,07 $\pm$ 8,3 B	266,84 $\pm$ 5,1 c	11,90	17,85 a
32	193,44 $\pm$ 7,6 A	232,37 $\pm$ 9,3 B	212,90 $\pm$ 6,1 d	10,71	25,00 a

¹ Valores com as mesmas letras minúsculas nas linhas e maiúscula nas colunas não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey a 5% de significância.

^{NS} Não significativo de acordo com a análise de modelos lineares generalizados.

Com exceção da temperatura de 34 °C, *S. eridania* completou o desenvolvimento da fase de ovo até a emergência de adultos em todas as temperaturas avaliadas. A sobrevivência dos estágios de ovo ($\chi^2 = 209,1$; $gl = 4$; $P < 0,001$), larva ($\chi^2 = 114,0$; $gl = 4$; $P < 0,001$) e pupa ($\chi^2 = 56,4$; $gl = 4$; $P < 0,001$) foi influenciada significativamente pela temperatura (Figura 2). Esses resultados foram corroborados pela análise de sobrevivência realizada com o teste de Kaplan-Meier, que demonstrou que a sobrevivência variou significativamente de acordo com a temperatura a que o inseto foi exposto ($\chi^2 = 165$; $gl = 4$; $P < 0,01$) (Figura 3). A

sobrevivência apresentou uma curva em forma de sino em todos os estágios de desenvolvimento, sendo maior a 25 °C e menor nas temperaturas extremas avaliadas (15 e 32 °C) (Figura 2). Além disso, verificou-se que a mortalidade foi maior nos primeiros dias da fase larval nas cinco temperaturas avaliadas, indicando que as larvas de primeiro instar são mais suscetíveis (Figura 3).

Figura 2. Sobrevivência em porcentagem e número de indivíduos nos estágios imaturos de *Spodoptera eridania* em diferentes temperaturas. Os valores em branco no interior das barras indicam o número de indivíduos que completou o estágio de desenvolvimento. Valores com as mesmas letras minúsculas sob as colunas não diferem entre si de acordo com o teste de Tukey a 5% de significância.

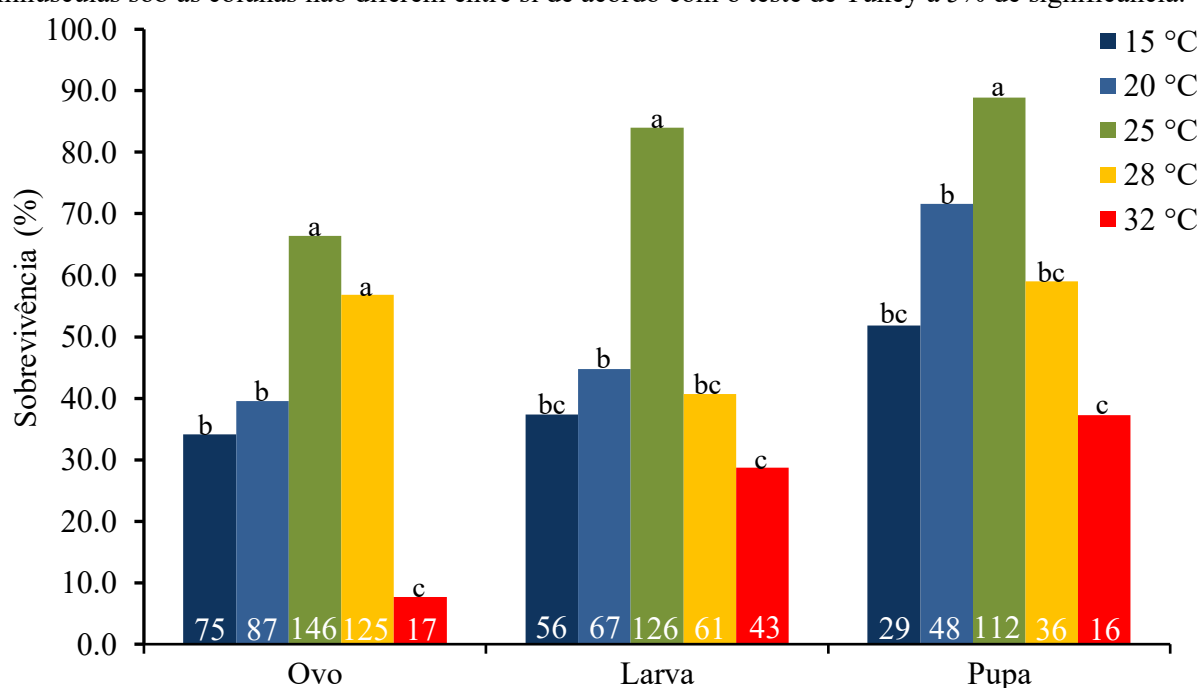
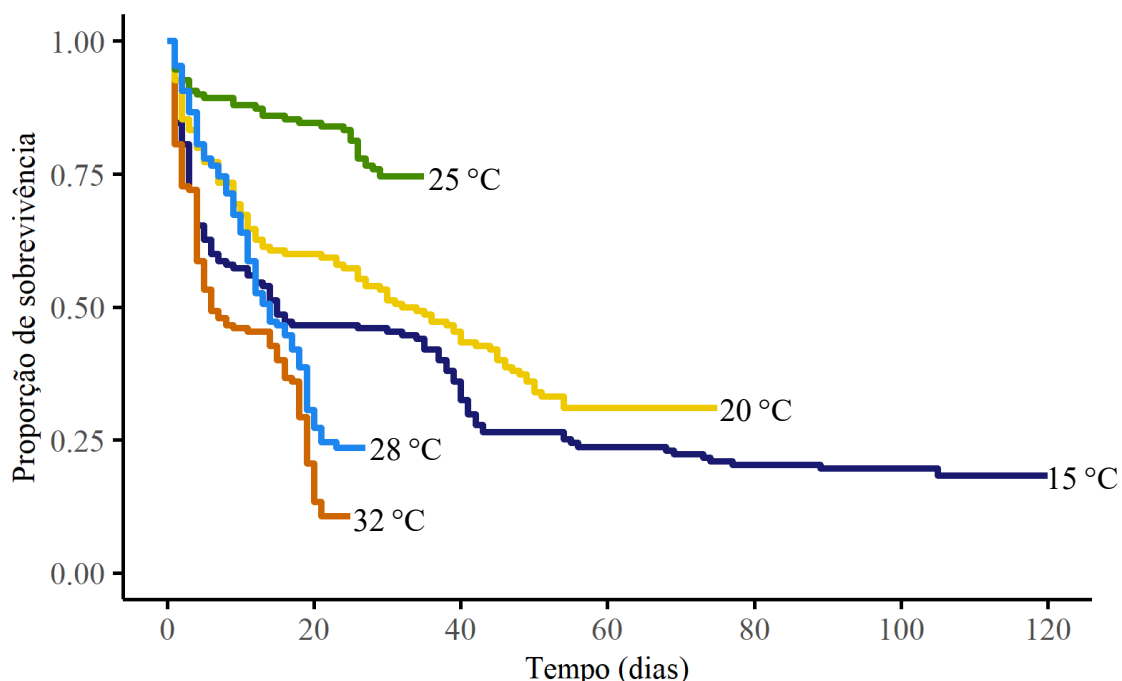


Figura 3. Curvas de sobrevivência de Kaplan-Meier para *Spodoptera eridania* nos estágios de larva até adulto em diferentes temperaturas.



Fonte: elaborado pelo autor.

2.3.2 Seleção de modelos fenológicos para *S. eridania*

Os valores de S , SQR e AIC para cada modelo e estágio de desenvolvimento são apresentados na Tabela 5. Baseado nos valores de ΔAIC (≤ 5), os modelos com melhor ajuste para a fase de ovo e ciclo ovo-adulto foram Briere-2, seguido por Lactin-2 e Shi, enquanto que para a fase larval, os modelos selecionados foram Logan-6, Polinomial, Briere-2 e β type. Quando ajustados para a fase de pupa, dos nove modelos avaliados, oito apresentaram boa adequação no ajuste, com exceção do modelo Polinomial. O modelo Briere-2 apresentou bom desempenho estatístico para todos os estágios de desenvolvimento, enquanto que os modelos Lactin-2 e Shi apresentaram bons resultados para a maioria dos estágios.

Houve ampla variação nos valores dos limiares térmicos estimados pelos modelos. Para o estágio de ovo, os valores da T_i variaram de -5,0 a 14,5 °C, enquanto que para a T_s a variação foi de 33,9 a 34,6 °C. A T_i e T_s estimada para a fase larval variou de 7,5 a 11,9 °C e 32,0 a 38,0 °C, respectivamente. Para a fase de pupa os valores ficaram entre 7,6 e 12,2 °C para T_i e 32,0 a 45,3 °C para a T_s . Finalmente, para o ciclo ovo-adulto a T_i variou de 4,9 a 13,5 e a T_s entre 33,9 e 34,9 °C (Tabela 6). Em muitos casos, os limiares térmicos estimados pelos modelos foram inverossímeis. Por exemplo, o modelo Taylor estimou uma T_i de -5,0 °C para

o estágio de ovo. Esse mesmo modelo foi o único que estimou uma T_i abaixo do esperado (4,9 °C) para o ciclo ovo-adulto. No entanto, na maior parte dos casos, os valores que excederam o esperado para a espécie dizem respeito à T_s . Esse foi o caso dos modelos Polinomial, Briere-1 e β type na fase larval, que estimaram T_s de 38,0, 37,8 e 37,8 °C, respectivamente. Na fase de pupa também houve valores acima do observado para a T_s nos modelos Polinomial (45,3 °C), β type (41,2 °C) e Briere-1 (41,1 °C). O restante dos modelos estimaram valores de T_i , T_s e T_{opt} dentro do esperado com base nos experimentos realizados com a espécie (Tabela 6).

Os números de coeficientes ajustados e parâmetros com significância biológica estimada por cada modelo, bem como a acurácia dos parâmetros estimados, podem ser observados na Tabela 7. Dentre os modelos avaliados, Briere-1, Briere-2, Lactin-2, Shi, Taylor e o modelo linear simples estimaram o limiar térmico inferior (T_i). O limiar térmico superior (T_s) foi estimado pelos mesmos modelos Briere-1, Briere-2, Lactin-2, Logan-6, Shi, Taylor, além do modelo Polinomial. Já a temperatura ótima de desenvolvimento (T_{opt}) não foi estimada apenas pelo modelo linear simples.

Quando levado em consideração o critério estatístico, o número de coeficientes ajustados e parâmetros mensuráveis com significância biológica, bem como a precisão dos limiares térmicos estimados, os modelos Briere-2, seguido por Lactin-2 e Shi apresentaram os resultados mais condizentes com o esperado para a espécie (Tabela 7). O modelo Briere-2 estimou entre os limiares térmicos, uma faixa de temperaturas de até 23 °C em que a espécie pode se desenvolver. O ajuste dos modelos para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento para os estágios imaturos de *S. eridania* pode ser observado na Figura 4.

Tabela 5. Desempenho dos nove modelos matemáticos empregados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de *Spodoptera eridania*.

Modelo	Ovo				Larva				Pupa				Ciclo ovo-adulto			
	<i>S</i> (10 ⁻²)	<i>SQR</i> (10 ⁻³)	AIC	Δ AIC ¹	<i>S</i> (10 ⁻³)	<i>SQR</i> (10 ⁻⁵)	AIC	Δ AIC ¹	<i>S</i> (10 ⁻³)	<i>SQR</i> (10 ⁻⁵)	AIC	Δ AIC ¹	<i>S</i> (10 ⁻³)	<i>SQR</i> (10 ⁻⁶)	AIC	Δ AIC ¹
Linear simples	- ²	- ²	- ²	- ²	7,22	15,67	-47.84	7,91	6,11	11,20	-49.52	4,67	- ²	- ²	- ²	- ²
β type	8,27	20,55	-28.05	15,36	5,07	5,14	-51.42	4,34	4,58	4,21	-52.42	1,78	6,06	110,43	-59.41	12,49
Briere-1	9,55	27,39	-26.33	17,08	6,61	8,73	-48.77	6,99	5,30	5,62	-50.97	3,23	5,88	103,72	-59.79	12,11
Briere-2	2,38	1,13	-43.41	0,00	4,72	2,23	-53.58	2,17	4,44	1,97	-54.20	0,00	2,22	9,86	-71.90	0,00
Lactin-2	2,39	1,14	-43.36	0,05	8,20	6,72	-48.08	7,68	6,69	4,47	-50.11	4,08	2,44	11,97	-70.74	1,15
Logan-6	7,84	12,31	-29.12	14,28	3,80	1,44	-55.76	0,00	6,68	4,47	-50.12	4,08	5,24	55,00	-61.59	10,30
Polinomial	15,48	47,97	-18.97	24,44	3,57	1,27	-54.39	1,37	7,15	5,11	-47.44	6,75	10,69	228,56	-51.05	20,85
Shi	2,75	1,52	-41.67	1,74	8,30	6,89	-47.95	7,80	6,96	4,85	-49.70	4,49	2,46	12,18	-70.64	1,26
Taylor	16,06	77,45	-20.09	23,31	5,44	5,93	-50.70	5,05	4,82	4,64	-51.92	2,27	13,59	554,52	-49.73	22,17

¹ Δ AIC em negrito indicam que os modelos apresentaram desempenho semelhante (Δ AIC $\leq$ 5).

² Valores não calculados devido à diferença no número de amostras em comparação com os modelos não lineares, uma vez que foi excluída a temperatura de 34 °C que extrapolou a relação linear entre temperatura e taxa de desenvolvimento para o ajuste do modelo linear simples.

Tabela 6. Valores dos coeficientes ajustados e parâmetros mensuráveis de nove modelos empregados para descrever a taxa de desenvolvimento dos estágios imaturos e ciclo de *Spodoptera eridania*.

Modelo ¹	Ovo	Larva	Pupa	Ciclo
Linear simples²				
a (10^{-2})	2,3820 (10^{-2})	-3,4755 (10^{-2})	-8,0859 (10^{-2})	7,8825 (10^{-2})
b (10^{-4})	7,2454 (10^{-2})	3,3297 (10^{-3})	6,9293 (10^{-3})	5,4365 (10^{-4})
T_i	12,77	10,43	11,66	11,17
K	44,59	300,32	144,31	487,37
β type				
ρ	1,4583 (10^{-4})	9,2984 (10^{-4})	1,9230 (10^{-3})	8,3005 (10^{-5})
a	3,4052	3,7865	4,1299	3,4078
β	8,1814	4,1279	3,7253	6,5448
T_s	34,05	37,85	41,25	34,05
T_{opt}	30,35	30,50	32,55	29,55
Briere-1				
A	4,1072 (10^{-4})	4,1044 (10^{-5})	6,9344 (10^{-5})	3,9237 (10^{-5})
T_i	14,55	10,82	10,78	13,56
T_s	34,00	37,84	41,07	34,00
T_{opt}	29,15	31,6	34,15	28,95
Briere-2				
A	6,5528 (10^{-4})	1,1190 (10^{-4})	2,0692 (10^{-4})	5 (10^{-5})
M	24,79	48,88	54,73	4,19
T_i	11,00	7,49	7,63	10,81
T_s	34,00	32,00	32,00	34,00
T_{opt}	33,45	31,70	31,75	31,10
Lactin-2				
P	7,0217 (10^{-3})	1,4164 (10^{-3})	2,6004 (10^{-3})	8,3307 (10^{-4})
Δ	0,1086	0,1657	0,1047	0,9558
λ	-2,9679	-2,7640	-2,8053	-2,7454
Il	34,21	32,87	32,56	37,83
T_i	12,55	11,90	12,20	12,10
T_s	33,95	32,25	32,25	33,95
T_{opt}	33,45	31,50	31,70	31,00

Continua

Modelo ¹	Ovo	Larva	Pupa	Ciclo
Logan-6				
P	0,2622	0,2023	0,1928	0,2205
Δ	3,8116	4,9368	5,1728	4,5434
$\Psi (10^{-2})$	0,1225	4,6392 (10^{-2})	0,0580 (10^{-2})	0,1143
T_s	34,08	35,15	36,22	34,10
T_{opt}	30,25	30,20	31,05	29,55
Polinomial				
$a (10^{-5})$	4,9057 (10^{-4})	-3,9040 (10^{-5})	-2,3296 (10^{-5})	-5,1680 (10^{-5})
$b (10^{-3})$	3,3832 (10^{-2})	2,7144 (10^{-3})	1,5958 (10^{-3})	3,5360 (10^{-3})
$c (10^{-2})$	-0,7299	-5,7171 (10^{-2})	-2,8051 (10^{-2})	-7,5727 (10^{-2})
D	5,0772	0,3951	0,1634	0,5244
T_{opt}	28,70	30,20	33,80	28,45
T_s	34,60	38,00	45,35	34,40
Shi				
K	5,00	2,3096	3,7368	1,0042
$m (10^{-3})$	2,2424 (10^{-2})	3,9645 (10^{-3})	7,4689 (10^{-3})	2,3040 (10^{-3})
T_i	12,77	11,89	12,23	12,08
T_s	34,19	33,18	32,93	34,99
T_{opt}	33,05	31,10	31,50	31,00
Taylor				
$Rm (10^{-2})$	0,3594	6,7547 (10^{-2})	0,1379	3,8404 (10^{-2})
T_{opt}	28,04	31,1920	33,4307	27,44
T_i	-5,03	8,6902	9,7946	4,92

¹ Em todas equações K , T_i , T_s e T_{opt} são, respectivamente, a constante térmica, o limiar térmico inferior, o limiar térmico superior e a temperatura ótima para o desenvolvimento. Os demais parâmetros são coeficientes ajustados.

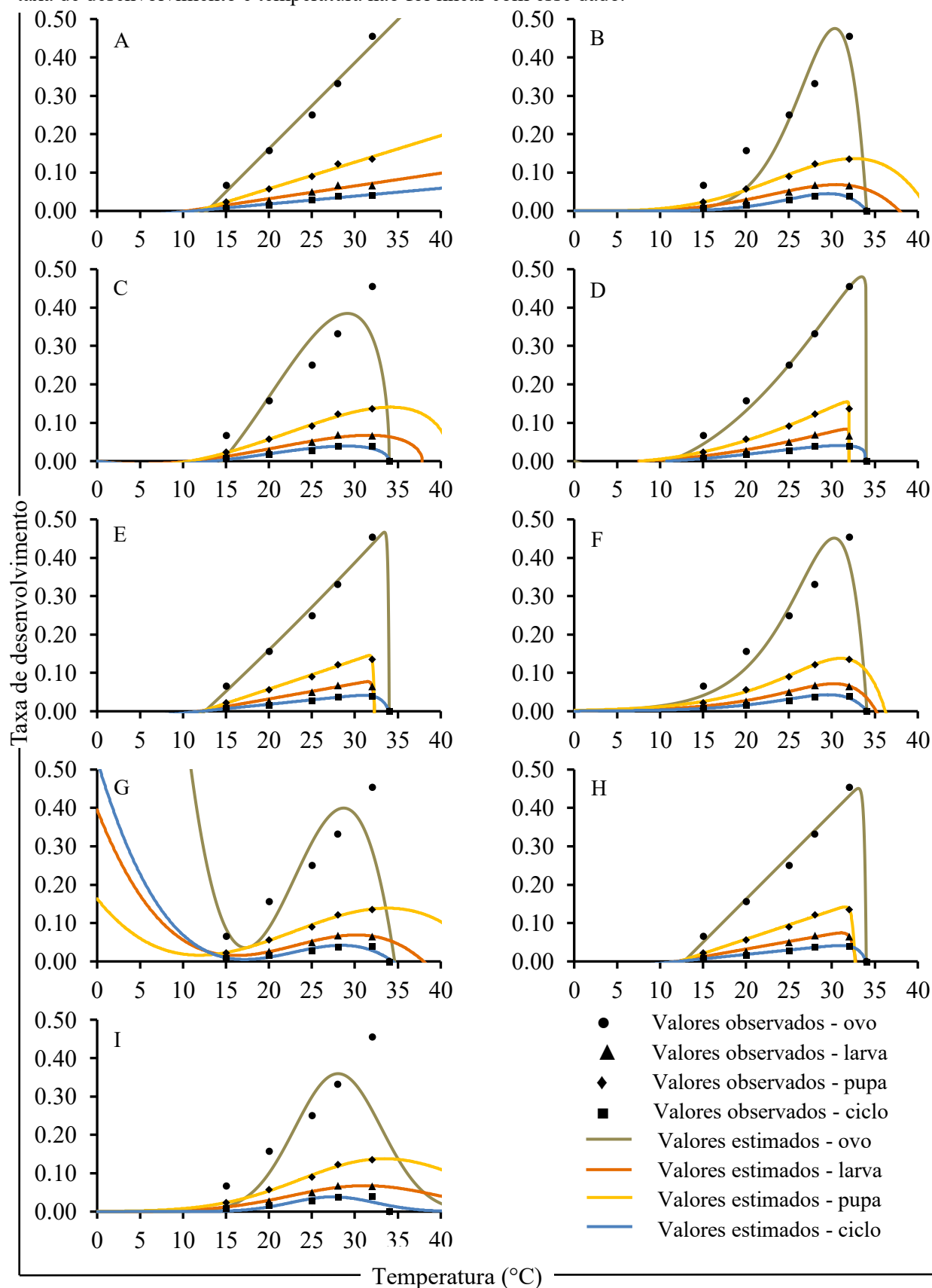
² Para o modelo linear simples não foram empregados os dados de 34 °C no estágio de ovo e ciclo ovo adulto, uma vez que a relação entre taxa de desenvolvimento e temperatura não foi linear com esse dado.

Tabela 7. Número de coeficientes ajustados, parâmetros mensuráveis com significância biológica e precisão dos limiares térmicos estimados pelos nove modelos utilizados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de *Spodoptera eridania*.

Modelos	Número de coeficientes ajustados	Parâmetros mensuráveis	Acurácia*			
			T_i	T_{opt}	T_s	K
Linear simples	2	2	+	•	•	+
β type	3	2	•	-	-	•
Briere-1	3	3	+	-	-	•
Briere-2	4	3	+	+	+	•
Lactin-2	4	3	+	+	+	•
Logan-6	4	2	•	+	-	•
Polinomial	4	2	•	+	-	•
Shi	4	3	+	+	+	•
Taylor	3	2	-	+	•	•

* +, sim; -, não; •, parâmetro não estimado pelo modelo.

Figura 4. Modelos fenológicos ajustados para a taxa de desenvolvimento (1/desenvolvimento) dos estágios imaturos e ciclo ovo-adulto de *Spodoptera eridania* em função da temperatura. A: Linear simples; B: β type; C: Briere-1; D: Briere-2; E: Lactin-2; F: Logan-6; G: Polinomial; H: Shi; I: Taylor. Para o modelo linear simples não foram empregados os dados de 34 °C, uma vez que a relação entre taxa de desenvolvimento e temperatura não foi linear com esse dado.



2.4 DISCUSSÃO

A temperatura é considerada o principal fator abiótico que influencia o desenvolvimento e a sobrevivência de insetos (DENLINGER; YOCUM, 1998; BOWLER; TERBLANCHE, 2008; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017). Mudanças na temperatura do ambiente agem principalmente sobre o substrato enzimático do organismo, modificando o metabolismo e, conseqüentemente, o desenvolvimento do inseto (HOCHACHKA; SOMMERO, 1984). Diante do fato de que a temperatura define os limites da atividade biológica nos insetos, a seleção de modelos fenológicos e a estimativa dos limiares térmicos para todos os estágios de desenvolvimento têm aplicações práticas no manejo de pragas (ROY; BRODEUR; CLOUTIER, 2002).

Os resultados deste estudo mostraram que a temperatura influenciou significativamente o tempo de desenvolvimento, o peso pupal e a sobrevivência de *S. eridania*. Essa influência é claramente demonstrada pela diferença de 95 dias no tempo de desenvolvimento quando os extremos de temperatura avaliados nesse estudo (15 e 32 °C) são comparados. Da mesma forma, a eclosão das larvas não ocorreu em temperatura de 34 °C, e a 15, 28 e 32 °C foi registrado um aumento significativo na deformação de pupas e adultos. Além disso, o peso das pupas foi menor em temperaturas superiores a 25 °C, provavelmente devido a menor duração do estágio larval, que resulta em um menor período de alimentação das lagartas (FOERSTER; DIONÍSIO, 1989). Outra evidência do efeito da temperatura sobre *S. eridania* foi o registro de menores índices de sobrevivência a 15 e 32 °C, indicando que embora esta espécie complete o ciclo de vida nessas temperaturas, sua sobrevivência é drasticamente afetada. De fato, estudos mostram que a sobrevivência de insetos tende a ser menor em temperaturas extremas devido a efeitos deletérios que afetam a eclosão de ovos ou a realização de mudas larvais (RÉGNIERE et al., 2012; BALE et al., 2002; DENLINGER; YOCUM, 1998). Embora nessas condições de temperatura alguns indivíduos ainda possam se desenvolver, estes demoram mais para atingir a maturidade e muitos morrem ou apresentam deformações, o que em condições de campo pode limitar o crescimento populacional do inseto. No entanto, ressalta-se que em condições naturais esses organismos podem explorar microclimas mais adequados de maneira a manter a temperatura corporal em níveis seguros a sua sobrevivência (DENLINGER; YOCUM, 1998).

De acordo com as curvas de sobrevivência de *S. eridania*, verificou-se que a mortalidade das larvas foi maior nos primeiros dias de vida, independentemente da temperatura avaliada. Esse resultado indica que o início do estágio larval é o mais vulnerável

a estresses ambientais. Estudos mostram que em condições de campo, a maioria das larvas de lepidópteros em primeiro instar desaparecem, presumindo que morram (ZALUCKI et al., 2002). Essa mortalidade alta geralmente é atribuída a fatores abióticos, como a pluviosidade (BALE et al., 2002), e a fatores bióticos relacionados a características da planta hospedeira (MYERS; SARFRAZ, 2017). Essas características podem estar relacionadas com fatores internos, como a qualidade nutricional e a presença de defesas químicas, ou externas, como a resistência, dureza, serosidade e presença de tricomas nas folhas (LUCAS et al., 2000). É importante destacar que esses fatores limitantes a sobrevivência de lagartas neonatas tendem a prejudicar a sobrevivência dessas larvas quando associadas também a condições de temperaturas desfavoráveis (ZALUCKI et al., 2002).

Considerando a duração do tempo de desenvolvimento da fase de ovo até a emergência de adultos e os maiores índices de sobrevivência, conclui-se que a faixa ideal de temperaturas para o desenvolvimento de *S. eridania* está em torno de 25 °C. Resultados similares foram encontrados por Foerster e Dionísio (1989) para a mesma espécie mantida nas temperaturas de 17, 20, 25 e 30 °C e alimentada com folhas de bracinga, os quais concluíram que as temperaturas de 20 e 25 °C foram as que proporcionaram o melhor desenvolvimento para a espécie. Bortolotto et al. (2012) estudaram a biologia de *S. eridania* nas temperaturas de 25, 28, 31, 34 e 37 °C em dieta artificial e concluíram que a faixa ótima para o desenvolvimento da espécie varia entre 25 e 28 °C. No entanto, estes autores não avaliaram o desenvolvimento da espécie em temperaturas inferiores a 25 °C. Os resultados destes trabalhos são semelhantes aos do presente estudo, porém as comparações devem ser realizadas com cautela, considerando as diferenças metodológicas entre os trabalhos, principalmente quanto às dietas oferecidas durante a fase larval.

A quantidade total de calor necessária para um organismo se desenvolver de um estágio a outro, bem como para completar seu ciclo de vida, é calculada em unidades chamadas de graus-dia (GD) (BASKERVILLE; EMIN, 1969). Observou-se que as necessidades térmicas estimadas por Foerster e Dionísio (1989) para o desenvolvimento de *S. eridania* foram maiores que as registradas no presente trabalho. Os autores estimaram 56,9 e 444,3 graus-dia para os estágios de ovo e larva, respectivamente, enquanto que no presente estudo foram estimados 44,6 e 300,3 graus-dia. Consequentemente, as necessidades térmicas para o ciclo de desenvolvimento ovo-adulto foram maiores (640,0 graus-dia) se comparadas ao presente trabalho (487,4 graus-dia). Também foram verificadas diferenças quanto às estimativas de limiares térmicos inferiores de desenvolvimento estimados nas duas pesquisas. Essas variações podem estar relacionadas às diferentes condições experimentais, como a

qualidade nutricional da dieta oferecida nos dois estudos, a faixa de temperatura utilizada para o ajuste do modelo, bem como a adaptações térmicas das populações em suas áreas geográficas (CAMPBELL et al., 1974; AHN; CHOI; KOH, 2019). A maioria dos insetos apresentam variações em suas características, principalmente devido às condições locais e à diversidade genética. Como consequência, essas variações entre populações em diferentes áreas geográficas ainda são um desafio em estudos de modelagem (REBAUDO; RABHI, 2018).

Neste estudo verificou-se que modelos fenológicos podem ser utilizados para prever como *S. eridania* responde a temperatura. A equação linear simples apresentou um bom desempenho quando ajustada na faixa linear da relação entre temperatura e desenvolvimento entre 15 e 32 °C. No entanto, foram verificadas variações na T_i entre os modelos lineares e não lineares, principalmente quanto ao modelo Briere-2 que estimou T_i menores nos estágios imaturos e ciclo ovo-adulto. Em comparação com os modelos não lineares, o modelo linear simples é ajustado a uma faixa restrita de temperatura na qual os insetos se desenvolvem, desconsiderando as temperaturas fora da faixa linear (LACTIN et al., 1995; DAMOS; SAVOPOULOU-SOULTANI, 2007). Os modelos não lineares, por sua vez, utilizam também os pontos observados acima da temperatura ótima de desenvolvimento (T_{opt}) (MARCHIORO; FOERSTER, 2011), podendo ser mais precisos nas previsões. Deste modo, o modelo linear pode fornecer previsões irreais para regiões onde a temperatura se aproxime ou extrapole o limiar térmico inferior e/ou superior da espécie com frequência (MARCHIORO; KRECHMER; FOERSTER, 2017), principalmente quando a aplicação dos modelos é direcionada às condições de campo em que as temperaturas são flutuantes e muitas vezes se aproximam dos limites tolerados pela espécie (WORNER, 1992). Ainda assim, mesmo com os avanços e evidências sobre a não linearidade do desenvolvimento dos insetos, o modelo linear ainda é o mais utilizado devido à sua facilidade de aplicação (QUINN, 2017; REBAULDO et al., 2017).

As variações observadas nos limites térmicos estimados indicam que a definição dos critérios de seleção é uma importante etapa na escolha do melhor modelo. Ainda assim, este é um ponto amplamente ignorado na maioria dos estudos (QUINN, 2017). Diversos autores argumentam que selecionar modelos com base apenas em critérios estatísticos é uma prática que deve ser utilizada com cautela, sendo preferida a combinação de vários métodos (ANGILLET, 2006; REBAUDO; RABHI, 2018). O presente estudo corrobora com estes autores ao demonstrar que a discriminação entre a qualidade dos modelos só foi possível quando diferentes critérios de seleção foram adotados. Deste modo, avaliar a confiabilidade

dos limiares estimados pelos modelos se mostrou uma importante ferramenta de seleção, além de ser fundamental quando se pretende prever a ocorrência do inseto praga em condições de campo (KONTODIMAS et al., 2004, ZAHIRI et al., 2010). Esse método foi empregado anteriormente para a seleção de modelos apropriados para simular o desenvolvimento de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Lepidoptera: Gelechiidae) por Marchioro, Krechemer e Foerster, 2017. Nesse estudo, praticamente todos os modelos avaliados apresentaram um bom desempenho estatístico, e apenas quando foi utilizada a acurácia dos limiares de temperatura estimados como um critério adicional, é que foi possível discriminar os modelos mais adequados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento.

Ressalta-se também que alguns dos modelos avaliados no presente estudo são mais recentes e permitem um ajuste adequado da resposta não linear do desenvolvimento do inseto à temperatura (DIXON; HONĚK; KEIL, 2009). No entanto, as estimativas geradas por esses modelos podem variar de acordo com a espécie estudada. Por exemplo, em outros trabalhos verificou-se que o modelo Briere-1, obteve o melhor ajuste aos dados de desenvolvimento de outros organismos (KONTODIMAS et al., 2004; SANDHU et al., 2010; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017), enquanto no presente estudo este modelo apresentou um desempenho inferior. Essa diferença no desempenho dos modelos de acordo com a espécie estudada reforça a importância da avaliação de vários modelos simultaneamente.

Os modelos fenológicos são importantes ferramentas que podem ser usadas nos programas de controle de insetos pragas a fim de determinar a melhor época para adoção de medidas de controle nos períodos sensíveis de desenvolvimento do inseto alvo. Borchert et al. (2004) concluíram que pode ser realizado o controle da mariposa oriental, *Grapholita molesta* (Busck, 1916) (Lepidoptera: Tortricidae) com o auxílio de modelos fenológicos em pomares da Carolina do Norte, EUA. Deste modo, observando o tempo de aplicação de produtos e o ajustando à densidade populacional da praga em campo, pode-se reduzir o número de aplicações e proporcionar uma menor exposição das gerações dos organismos ao produto, colaborando na diminuição do potencial de desenvolvimento de resistência aos inseticidas pela espécie e redução na contaminação ambiental. Um uso similar dos modelos fenológicos desenvolvidos no presente estudo pode ser aplicado à espécie *S. eridania*. Estudos mostraram que a bactéria *Bacillus thuringiensis* (Berliner, 1911) (Eubacteriales: Bacillaceae) tem potencial para ser utilizada no controle de *S. eridania* (PEREIRA et al., 2009; SANTOS; NEVES; MENEGUIM, 2009; CONSTANSKI; ZORZETTI; BOAS, 2015). Considerando que lagartas de primeiro a terceiro ínstar são mais suscetíveis a *B. thuringiensis* (PEREIRA et al. 2009), os modelos selecionados neste estudo podem ser empregados para prever esse

estágio de desenvolvimento e auxiliar na tomada de decisão do momento mais adequado para a aplicação desse produto, maximizando a sua eficiência a campo.

2.5 CONCLUSÃO

Os resultados evidenciaram que a temperatura influencia significativamente o desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*. A diferença no tempo de desenvolvimento do ciclo ovo-adulto a 15 °C e 32 °C foi de 95 dias. Além disso, as temperaturas extremas avaliadas no estudo resultaram em menor taxa de sobrevivência e maior deformação em adultos. Os resultados indicam, ainda, que a temperatura mais favorável para o desenvolvimento da espécie está em torno de 25 °C. Verificou-se que entre o limiar térmico inferior e superior estimado, a espécie *S. eridania* pode se desenvolver em uma faixa de até 23 °C, o que ajuda a explicar a ocorrência da espécie em regiões com condições climáticas distintas. Dentre os nove modelos avaliados no presente estudo, Briere-2, Lactin-2 e Shi são os indicados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento dos estágios imaturos de *S. eridania*. Estudos adicionais em campo podem ser realizados para validação dos modelos e avaliação da aplicabilidade desses modelos em condições de temperaturas flutuantes.

REFERÊNCIAS

- AHN, J, J; CHOI, K, S; KOH, S. Effects of temperature on the development, fecundity, and life table parameters of *Riptortus pedestris* (Hemiptera: Alydidae). **Applied Entomology and Zoology**, v. 54, n. 1, p. 63–74, 2019.
- ANGILLETTA, M, J. Estimating and comparing thermal performance curves. **Journal of Thermal Biology**, v. 31, n. 7, p. 541– 545, 2006.
- BALE, J, S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 2002.
- BORCHERT, D, M. et al. Oriental fruit moth (Lepidoptera: Tortricidae) phenology and management with methoxyfenozide in North Carolina apples. **Journal of Economic Entomology**, v. 97, n. 4, p. 1353–1364, 2004.
- BORTOLOTTI, O, C. et al. Características biológicas de *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes temperaturas. **Revista Ecosystema**, Espírito Santo do Pinhal, SP, v. 36, n. 2, p. 75-80, 2012.
- BOWLER, K; TERBLANCHE, J, S. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? **Biological Reviews**, v.83, n.3, p. 339-355, 2008.
- BRIERE, J, F. et al. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. **Environmental Entomology**, v. 28, p. 22-29, 1999.
- BURNHAM, K, P; ANDERSON, D, R; HUYVAERT, K, P. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: Some background, observations, and comparisons. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 65, n. 1, p. 23–35, 2011.
- CAMPBELL, A. et al. Temperature requirements of some aphids and their parasites. **Journal of Applied Ecology**, v. 11, p. 419-423, 1974.
- CAPINERA, J, L. Southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). **EENY-16, UF/IFAS Extension**, Gainesville p. 4, 2018.
- CONSTANSKI, K, C; ZORZETTI, J; BOAS, G, T, V; et al. Seleção e caracterização molecular de isolados de *Bacillus thuringiensis* para o controle de *Spodoptera* spp. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 50, n. 8, p. 730–733, 2015.
- DAMOS, P, T; SAVOPOULOU-SOULTANI, M. Flight patterns of *Anarsia lineatella* (Lep., Gelechiidae) in relation to degree--days heat accumulation in Northern Greece. **Communications in agricultural and applied biological sciences**, v. 72, n. 3, p. 465–468, 2007.
- DAMOS, P, T; SAVOPOULOU-SOULTANI, M. Temperature-Dependent Bionomics and Modeling of *Anarsia lineatella* (Lepidoptera: Gelechiidae) in the Laboratory. **Journal of Economic Entomology**, v. 101, n. 5, p. 1557–1567, 2008.
- DENLINGER, D, L. YOCUM, G, D. Physiology of heat sensitivity. In G.J. Hallman & D.L. Denlinger (eds.), **Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management**. Boulder: Westview Press, 311p. 1998.

DIXON, A, F, G; HONĚK, A; KEIL, P; et al. Relationship between the minimum and maximum temperature thresholds for development in insects. **Functional Ecology**, v. 23, n. 2, p. 257–264, 2009.

FERNANDES, O, D. **Efeito do milho geneticamente modificado (MON810) em *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) e no parasitóide de ovos *Trichogramma spp.*** 164 f. Tese (Doutorado), Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003..

FOERSTER, L, A; DIONÍSIO, A, L, M. Necessidades térmicas de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em bracinga (*Mimosa scabrella Benth*) (Leguminosae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 18, n. 1, p. 145-154. 1989.

HOCHACHKA, P,W; SOMMERO, G, N. Temperature adaptation. **Biochemical adaptation**, Princeton, NJ, USA, Princeton University Press, 1984.

JESUS, F, G. et al. Desenvolvimento de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes hospedeiros. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, SP, v. 80, n. 4, p. 430-435, 2013.

KAPLAN, E, L; MEIER, P. Nonparametric estimation from incomplete observations. **Journal of the American Statistical Association**, v. 53, p. 457–481, 1958.

KONTODIMAS, D, C. et al. Comparative Temperature-Dependent Development of *Nephus includens* (Kirsch) and *Nephus bisignatus* (Boheman) (Coleoptera: Coccinellidae) Preying on *Planococcus citri* (Risso) (Homoptera: Pseudococcidae): Evaluation of a Linear and Various Nonlinear Models Using Specific Criteria. **Environmental Entomology**, v. 33, n. 1, p. 1-11, 2004.

LACTIN, D, J. et al. Improved rate model of temperature-dependent development by arthropods. **Environmental Entomology** 24, 68-75, 1995.

LAMB, R, J. et al. Comparison of Developmental Rate Curves Applied to Egg Hatching Data of *Entomoscelis americana* Brown (Coleoptera: Chrysomelidae). **Environmental Entomology**, v. 13, n. 3, p. 868-872, 1984.

LOGAN, J, A. et al. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. **Environmental Entomology**, v. 5, n. 6, p. 1133-1140, 1976.

LUCAS, P, W. et al. Mechanical Defences to Herbivory. **Annals of Botany**, v. 86, p. 913-920, 2000.

MARCHIORO, C, A; FOERSTER, L, A. Development and survival of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) as a function of temperature: Effect on the number of generations in tropical and subtropical regions. **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 5, p. 533–541, 2011.

MARCHIORO, C, A; FOERSTER, L, A. Performance of the wheat armyworm, *Pseudaletia sequax* Franclemont, on natural and artificial diets. **Neotropical Entomology**, v. 41, p. 288-295, 2012.

MARCHIORO, C, A; KRECHMER, F, S; FOERSTER, L, A. Estimating the development rate of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) using linear and non-linear models. **Pest Management Science**, v. 73, p. 1486-1493, 2017.

- MATTANA, A, L; FOERSTER, L, A. Ciclo de vida de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em um novo hospedeiro, Bracatinga (*Mimosa scabrella* Benthham) (Leguminosae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 17, p. 173-183, 1988.
- MIRANDA, J, E. et al. **Guia de identificação de pragas do algodoeiro**. Embrapa Algodão: Campina Grande, PB, 2015.
- MITCHELL E, R; TUMLINSON J, H. Response of *Spodoptera exigua* and *S. eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) males to synthetic pheromone and *S. exigua* females. **Florida Entomologist**, v. 77, p. 237-247, 1994.
- MONTEZANO, D, G. et al. Immature stages of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae): Developmental parameters and host plants. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 1, 2014.
- MYERS, J, H; SARFRAZ, R, M. Impacts of Insect Herbivores on Plant Populations. **Annual Review Of Entomology**, v. 62, n. 1, p. 207-230, 2017.
- NETHERER, S; SCHOPF, A. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 831-838, 2010.
- NG,S-S; DAVIS, F, M; WILLIAMS, W, P. Survival, growth, and reproduction of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) as affected by resistant corn genotypes. **Journal of Economic Entomology**, v. 78, n. 4, p. 967-971, 1985.
- NIETSCHKE, B, S. et al. A developmental database to support insect phenology models. **Crop Protection**, v. 26, n. 9, p. 1444-1448, 2007.
- PEREIRA, J, M. et al. Mortalidade de lagartas de *Spodoptera eridania* (Cramer) pela utilização de *Bacillus thuringiensis* (Berliner). **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 39, n. 2, p. 140-143, 2009.
- PORTER, J, H. et al. The potential effects of climatic change on agricultural insect pests. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 57, p. 221-240, 1991.
- QUINN, B, K. A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. **Journal of Thermal Biology**, v. 63, n. May 2016, p. 65–77, 2017.
- REBAUDO, F; RABHI, V. B. Modeling temperature-dependent development rate and phenology in insects: review of major developments, challenges, and future directions. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 166, n. 8, p. 607–617, 2018.
- RÉGNIÈRE, J. et al. Effects of temperature on development, survival and reproduction of insects: Experimental design, data analysis and modeling. **Journal of Insect Physiology**, v. 58, n. 5, p. 634–647, 2012.
- ROY, M; BRODEUR, J; CLOUTIER, C. Relationship between temperature and developmental rate of *Stethorus punctillum* (Coleoptera: Coccinellidae) and its prey *Tetranychus mcdanieli* (Acarina: Tetranychidae). **Environmental Entomology**, v. 31, p. 177-187, 2002.

RSTUDIO TEAM. RStudio: Integrated Development for R. **RStudio, Inc.**, Boston, MA, 2018.

SANDHU, H, S. et al. Temperature-dependent development of *Elasmopalpus lignosellus* (Lepidoptera: Pyralidae) on sugarcane under laboratory conditions. **Environmental Entomology**, v. 39, p. 1012-1020, 2010.

SANTOS, K, B; NEVES, P; MENEGUIM, A, M; et al. Selection and characterization of the *Bacillus thuringiensis* strains toxic to *Spodoptera eridania* (Cramer), *Spodoptera cosmioides* (Walker) and *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Biological Control**, v. 50, n. 2, p. 157–163, 2009.

SANTOS, K, B. et al. Biologia de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em Diferentes Hospedeiros. **Neotropical Entomology**, Londrina, PR, v. 34, n. 6, p. 903-910, 2005.

SHI, P. et al. A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 14, p. 15–20, 2011.

SYSTAT. Inc Table Curve 2D. Chicago, **Systat Software Inc.** 2002.

TAYLOR, F. Ecology and evolution of physiological time in insects. **American Naturalist**, v. 117, p. 1-23, 1981.

WORNER, S, P. Performance of phenological models under variable temperature regime: consequences of the Kaufmann or rate summation effect. **Environmental Entomology**, v. 21, n. 4, p. 689-699, 1992.

ZAHIRI, B. et al. Preimaginal development response to constant temperatures in *Hypera postica* (Coleoptera: Curculionidae): picking the best model. **Environmental Entomology**, v. 39, n. 1, p. 177– 189, 2010.

ZALUCKI, M, P; CLARKE, A, R; MALCOLM, S, B. Ecological and Behaviour of First Instar Larval Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 361-393, 2002.

ZENKER, M, M; SPECHT, A; CORSEUIL, E. Estágios imaturos de *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 24, n. 1, p. 99-107, 2007.

3 CAPÍTULO 2: MUDANÇAS CLIMÁTICAS E VOLTINISMO DE *Spodoptera eridania* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO SUL DO BRASIL ESTIMADO COM DIFERENTES MODELOS FENOLÓGICOS

RESUMO

A lagarta-das-vagens, *Spodoptera eridania*, é uma praga polífaga, nativa dos trópicos americanos, que apresenta ampla distribuição e com registro de danos em diversas culturas de importância agrícola. Sabe-se que alterações na temperatura ambiente apresentam consequências diretas na taxa de desenvolvimento e, consequentemente, na fenologia dos insetos, limitando ou favorecendo a sua sobrevivência. Essas alterações podem ser ainda mais drásticas em um contexto de mudanças climáticas. Nesse sentido, este estudo objetivou avaliar os impactos das mudanças climáticas sobre o voltinismo de *S. eridania* no sul do Brasil. Para isso foram utilizados dados climáticos atuais e futuros, estimando o voltinismo do inseto com um modelo de graus-dia e dois métodos de soma térmica (método de média e de onda senoidal simples) e um modelo não linear. A variação na estimativa do voltinismo da lagarta-das-vagens foi decomposta, submetendo-se os dados à análise de variância (ANOVA), a fim de compreender a contribuição de cada fator na variação total observada. Nas condições atuais de temperatura, o voltinismo da espécie variou entre 2,9 a 9,2 gerações, sendo menor nas regiões mais frias da área de estudo e maior nas áreas mais quentes. O número de gerações anuais da espécie foi maior nos diferentes anos e cenários de mudanças climáticas avaliadas em comparação com as condições atuais de temperatura, chegando a 12,1 gerações anuais em algumas regiões. O modelo de graus-dia estimou um aumento no número de gerações anuais em toda a área de estudo, tanto no presente como no futuro, enquanto o modelo não linear previu uma diminuição no voltinismo nas regiões mais quentes nos cenários de mudança climática. A ANOVA demonstrou que a variação observada no voltinismo de *S. eridania* foi atribuída principalmente ao local (77%), seguido pelos cenários de mudanças climáticas (20%). Os resultados evidenciam que o aumento previsto na temperatura global poderá favorecer o crescimento populacional de *S. eridania* na maior parte do sul do Brasil, com reduções no voltinismo da espécie em regiões que atualmente apresentam temperaturas mais elevadas. Para a estimativa do voltinismo da espécie no presente, os três métodos avaliados podem ser utilizados. No entanto, devido à superestimação dos valores nos cenários de mudanças climáticas, o método senoidal simples e de média não são indicados para esse tipo de estudo, sendo mais indicada a utilização de modelos não lineares. Com o aquecimento global, grande parte da área de estudo poderá apresentar um acréscimo considerável no número de gerações da espécie. Esse resultado sugere um incremento na incidência *S. eridania* na maior parte da área de estudo, caso as projeções futuras de mudança climática se concretizem.

Palavras-chave: Lagarta-das-vagens, Modelo de graus-dia, Modelos não lineares, Número de gerações, Aquecimento global.

CHAPTER 2: CLIMATE CHANGE AND VOLTINISM OF *Spodoptera eridania* (STOLL, 1782) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) IN SOUTHERN BRAZIL ESTIMATED WITH DIFFERENT PHENOLOGICAL MODELS

ABSTRACT

The southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782), is a polyphagous pest native to the American tropics that causes damage in several economically important crops. Changes in air temperature are known to affect the development rate and, therefore, the phenology of insects, constraining or favouring their survival. These changes can be even more drastic in a climate change scenario. In this context, this study aimed to evaluate the impacts of climate change on the voltinism of *S. eridania* in southern Brazil. For this purpose, data present and future daily temperature data were combined with a non-linear and a degree-day model implemented with two rate summation methods (average and simple sine wave method) in order to estimate the insect voltinism. An analysis of variance (ANOVA) was employed to partition the variation in voltinism and to understand the contribution of each factor in the observed variation. Under current temperature conditions, species voltinism ranged from 2.9 to 9.2 generations, being lower in the colder regions of the study area and higher in the warmer areas. Voltinism was higher in the different years and climate change scenarios compared to the current temperature conditions, reaching 12.1 annual generations in some regions. The degree-day model estimated an increase in the annual number of generations across the study area, both under present and future conditions, while the non-linear model predicted a decrease in voltinism in the warmer regions under future climate scenarios. The ANOVA showed that the variation observed in *S. eridania* voltinism was mainly due to the location (77%), followed by climate change scenarios (20%). The results show that the predicted increase in global temperature may favour the population growth of *S. eridania* in most of southern Brazil, except in the regions that currently present higher temperatures. Both non-linear and the degree-day model can be used for estimate species voltinism under current climate conditions. However, because the degree-day model overestimated species voltinism in warmer regions, its use in climate change studies are not recommended, and in this case the use of nonlinear models is indicated. In a global warming scenario, most of the study area showed a considerable increase in the number of generations of *S. eridania*. This suggests an increase in the incidence levels of *S. eridania* in most of southern Brazil if the projected temperature warming occurs.

Key words: Southern armyworm, Degree-day model, Nonlinear models, Number of generations, Global warming.

3.1 INTRODUÇÃO

Os insetos são animais ectotérmicos que dependem de uma fonte externa de calor para regular seu metabolismo (DENLINGER; YOCUM, 1998). Dessa forma, alterações na temperatura ambiente apresentam consequências diretas sobre a taxa de desenvolvimento e, consequentemente, a fenologia dos insetos (DENLINGER; YOCUM, 1998; WALTHER et al. 2002; BOWLER; TERBLANCHE, 2008; MARCHIORO; KRECHEMER; FOERSTER, 2017). Essas alterações podem ser ainda mais drásticas em um contexto de mudanças climáticas. Entre 1880 e 2012 a temperatura da superfície da Terra aumentou aproximadamente 0,85 °C, e projeções futuras do clima indicam que até 2100 pode haver uma elevação na temperatura média global entre 1,8 a 4,0 °C, dependendo da intensidade do aumento na emissão de gases do efeito estufa (IPCC, 2014). Essas alterações poderão ser determinantes para o setor agrícola, principalmente quanto à ocorrência de insetos pragas em culturas (BALE et al. 2002; BORTOLLI et al. 2012).

Diversos estudos já evidenciaram as alterações no desenvolvimento de insetos em decorrência das mudanças climáticas (JARAMILLO et al. 2009; ALTERMATT, 2009; SOUZA et al. 2014; KWON et al. 2017). Os resultados destes trabalhos sugerem um aumento no crescimento populacional, bem como a possibilidade de aceleração nos processos de adaptação à pesticidas e à própria mudança climática. Contudo, essas mudanças também podem ser negativas aos insetos (VAN DYCK et al. 2014), ocasionando, por exemplo, a diminuição de populações de espécies adaptadas ao frio (TURLURE et al. 2010), extinções locais em decorrência de condições climáticas extremas (MCLAUGHLIN et al. 2010) e assincronia entre o inseto e o seu hospedeiro (SALIS et al. 2016). Considerando que a resposta do inseto às mudanças climáticas é espécie-específica, as influências dessas alterações devem ser avaliadas para cada espécie (NETHERER; SCHOPF, 2010). Além disso, a intensidade no aumento da temperatura varia conforme a região e, portanto, a resposta dos insetos a esse aumento deve ser considerada localmente (BALE et al. 2002).

A compreensão dos impactos das mudanças climáticas sobre insetos pragas é particularmente importante devido à sua consequência para a produção de alimentos. Neste estudo, foram avaliados os impactos das mudanças climáticas sobre a lagarta-das-vagens, *Spodoptera eridania* (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae), uma praga polífaga, nativa dos trópicos americanos, que apresenta ampla distribuição nas Américas Central e do Sul (CAPINERA, 2018). Até o momento, foram descritas 202 espécies de plantas hospedeiras para *S. eridania*, incluindo diversas culturas de interesse econômico (MONTEZANO et al.

2014). No Brasil, a lagarta-das-vagens foi encontrada em diferentes regiões e culturas, causando danos, por exemplo, em algodão (GALLO et al., 2002), soja (PARRA, PRECETTI; KARSTEN JR, 1977; SANTOS, MENEGUIM; NEVES, 2005) e tomate (MIRANDA et al., 2005). Apesar da crescente importância da *S. eridania* como inseto praga nos últimos anos (TEODORO et al., 2013; SILVA et al., 2017), nada se sabe sobre os possíveis impactos das mudanças climáticas sobre a dinâmica populacional da espécie. Essa é uma informação importante, uma vez que condições de temperaturas mais elevadas poderão acelerar a taxa de desenvolvimento dos insetos (BALE et al., 2002), resultando em um aumento no voltinismo (número de gerações anuais) em campo (FORREST, 2016). O aumento no crescimento populacional poderá resultar em consequências potencialmente devastadoras para as plantas atacadas por esses insetos. Além disso, as mudanças climáticas podem causar uma expansão na distribuição dessas espécies (TRNKA et al., 2007), além de favorecer a ocorrência de danos em regiões onde atualmente não são registrados problemas.

A modelagem é uma ferramenta comumente utilizada para prever as respostas dos insetos à temperatura, bem como a influência das mudanças climáticas sobre as espécies (TRNKA et al., 2007; QUINN, 2017). Diferentes modelos podem ser utilizados para essa finalidade, tais como os de soma térmica (graus-dia) que se baseiam em uma relação linear entre a temperatura e a taxa de desenvolvimento dos insetos (ALLSOPP; BUTLER 1987; MAIORANO et al. 2012; BOLSHAKOVA; EVANS, 2016). De acordo com esse modelo, o desenvolvimento do inseto é estimado por meio da soma térmica necessária para uma espécie se desenvolver de um estágio para outro e completar seu ciclo de vida (TRUDGILL et al., 2005). A soma térmica pode ser calculada com diferentes métodos, desde o mais simples que utiliza a temperatura média diária (ARNOLD, 1960), até métodos mais complexos que partem do pressuposto de que as temperaturas de um dia seguem uma curva em forma de sino (BASKERVILLE; EMIN, 1969). Embora os métodos mais complexos sejam considerados mais precisos, o método de média é o mais utilizado por ser mais facilmente aplicado em campo (HIGLEY; PEDIGO; OSTLIE, 1983).

Outro método que vem sendo utilizado na descrição da relação entre temperatura e desenvolvimento dos insetos, é o uso de modelos não lineares (BRIERE et al., 1999, SHI et al., 2011). Esses modelos se diferenciam dos de graus-dia porque partem da premissa de que a relação entre a taxa de desenvolvimento do inseto e a temperatura não é linear (MAIORANO et al., 2012). Diversos modelos não lineares foram propostos para descrever como os insetos respondem à temperatura e, diante dessa diversidade de modelos, é fundamental a seleção dos que melhor se ajustam a cada espécie. As projeções realizadas por modelos de graus-dia e não

lineares podem variar, e a comparação entre esses modelos pode diminuir as incertezas das previsões (QUINN, 2017).

Dada a importância da lagarta-das-vagens como praga de diversas culturas e do efeito que a temperatura exerce na fenologia dos insetos, nesse estudo objetivou-se avaliar como o aquecimento global pode influenciar o voltinismo da espécie. Mais especificamente, foram utilizados dados diários de temperatura e diferentes modelos fenológicos para testar a hipótese de que as mudanças climáticas resultarão em alterações no voltinismo de *S. eridania* na região sul do Brasil.

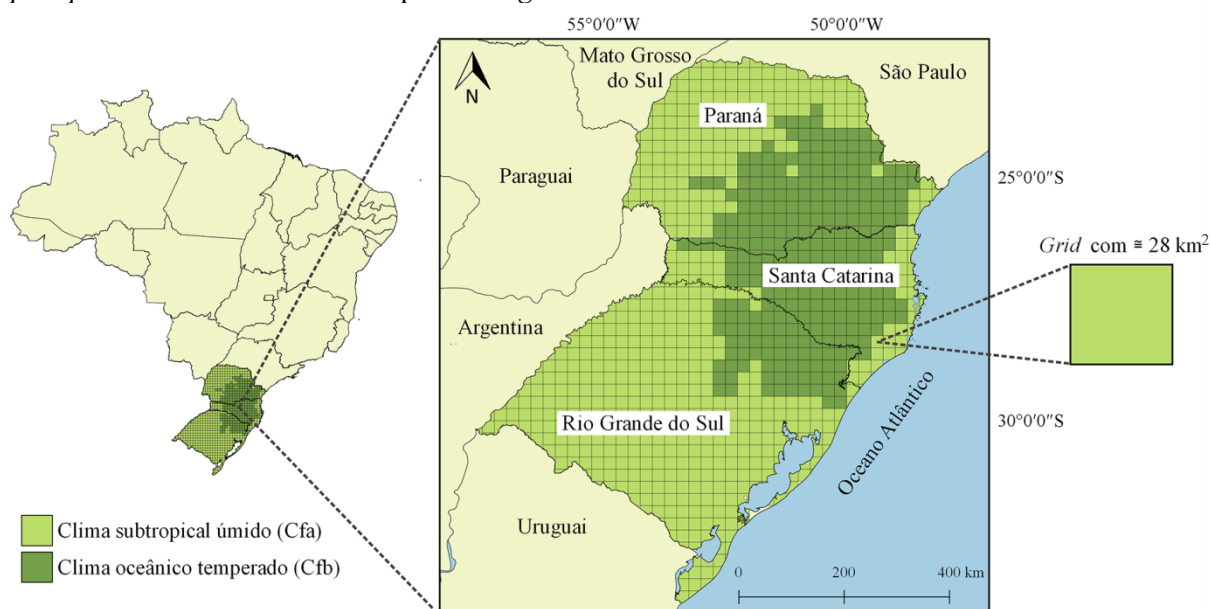
3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Obtenção de dados climáticos presentes e futuros

Dados diários de temperatura mínima e máxima do ar entre os anos de 1994 a 2013 foram obtidos de Xavier, King e Scanlon, (2016) (<https://utexas.app.box.com/v/Xavier-et-al-IJOC-DATA>). Esses dados foram disponibilizados em *grids* de $0,25 \times 0,25$ graus, totalizando 908 *grids*, com 28 Km^2 cada um, para toda a região sul do Brasil que compreende a área de estudo (Figura 1). As informações climáticas foram obtidas para todos os *grids* por meio da média aritmética para as temperaturas mínima e máxima diárias para cada dia do ano, utilizando-se os dados meteorológicos do período de 20 anos.

A região sul foi escolhida como área de estudo devido a sua heterogeneidade climática, recebendo influências de clima temperado, subtropical e tropical (ALVARES et al., 2013). Os dados referentes à classificação climática de Köppen para a região foram obtidos de Alvares et al. (2013). Com esses dados foi possível verificar também as diferenças nas estimativas de voltinismo nas diferentes classificações climatológicas.

Figura 1. Mapa da área de estudo representando a região sul do Brasil com suas respectivas classificações climáticas. A área foi dividida em 908 *grids* de $0,25 \times 0,25^\circ$. O voltinismo de *Spodoptera eridania* foi estimado para cada *grid*.



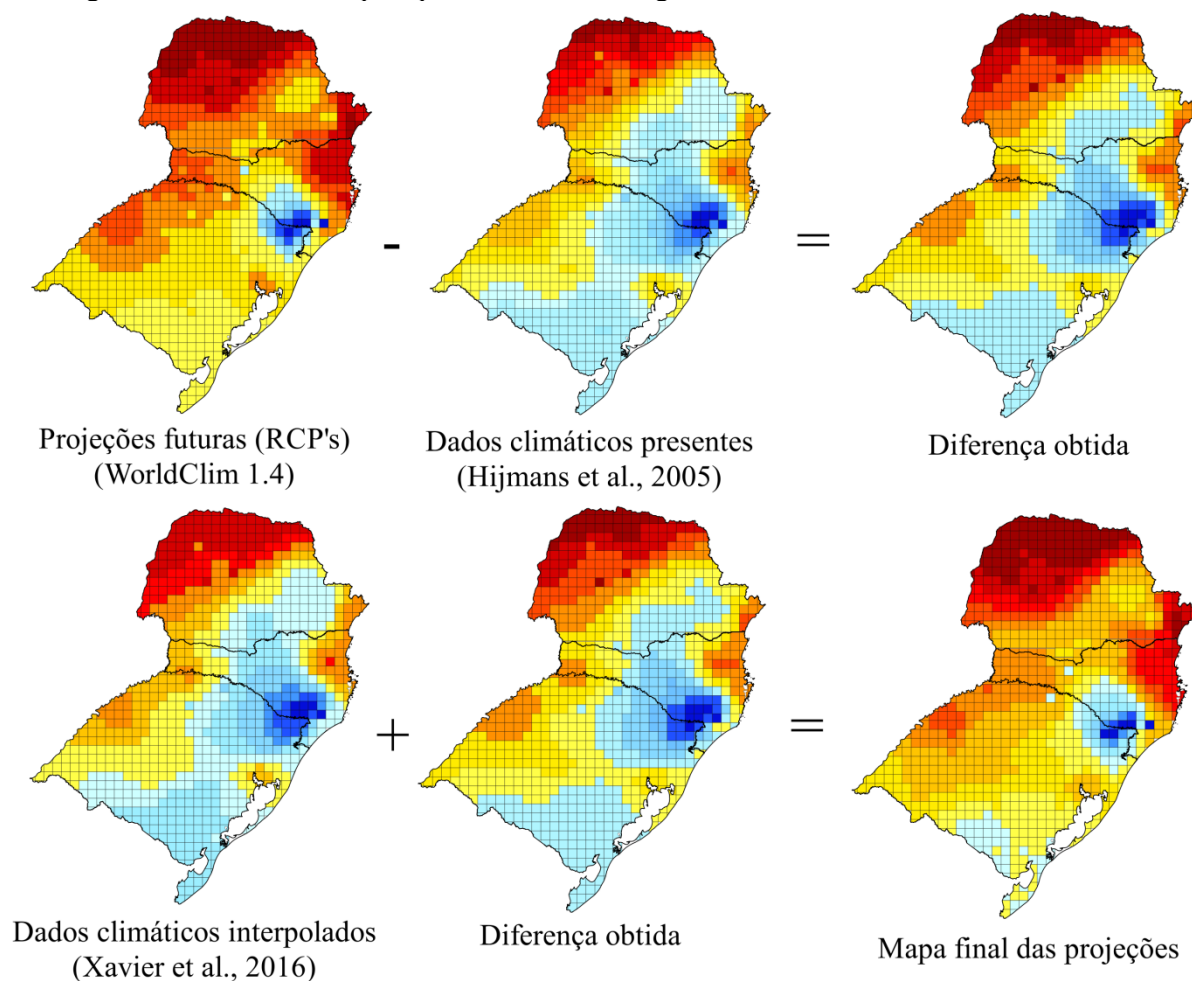
Fonte: elaborado pelo autor.

As projeções de aquecimento global foram obtidas a partir do quinto relatório de avaliação do Painel Intergovernamental para Mudanças Climáticas (IPCC, sigla em inglês)

(IPCC, 2014). Dados de temperatura média anual para o presente e para os cenários de mudanças climáticas RCP 4.5 e RCP 8.5, projetados para os anos de 2050 e 2070, foram obtidos no site WorldClim versão 1.4 (www.worldclim.org), em *grids* de $0,083 \times 0,083$ graus. Esses cenários representam níveis intermediários (RCP 4.5) e elevados (RCP 8.5) de emissões de gases de efeito estufa. O cenário RCP 4.5 estima um aumento de até $2,6^{\circ}\text{C}$ na temperatura média global até o fim desse século, enquanto o RCP 8.5 prevê um aumento de até $4,8^{\circ}\text{C}$ para o mesmo período (IPCC, 2014). Os dados das projeções foram obtidos baseados em três Modelos de Circulação Geral (GCM – *General Circulation Models*): i) CCSM4 (*Community Climate System Model*), ii) HadGEM2-ES (*Hadley Center Global Environmental Model version 2 Earth System*) e iii) MIROC5 (*Model for Interdisciplinary Research on Climate*). A fim de reduzir as incertezas relacionadas às projeções futuras do clima (ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012), mapas de consenso foram construídos para cada ano e cenário de mudança climática por meio da média aritmética entre os três GCM. Dados climáticos interpolados a partir de estações meteorológicas entre 1960 e 1990 (HIJMANS et al. 2005) foram utilizados para representar as condições climáticas atuais.

Para estimar a intensidade do aumento na temperatura na região sul do Brasil, primeiramente foi obtida a diferença em graus Celsius entre os valores futuros de temperatura média anual e os valores atuais (Figura 2A e 2B). Esse procedimento foi realizado com a ferramenta Calculadora Raster do *software* Quantum GIS® v. 2.18.20 (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2018). Com essa diferença pôde-se obter o aumento na temperatura máxima e mínima mensal em cada um dos 908 *grids* nos diferentes cenários de mudança climática (Figura 2C), considerando que as projeções de alterações para diferentes regiões não serão uniformes (XIA et al., 2014). Com a adição da diferença obtida (Figura 2C) aos dados climáticos interpolados por Xavier, King e Scanlon, (2016) (Figura 2D) foi gerado um mapa final das projeções de mudanças climáticas para a área de estudo (Figura 2E). Os dados mínimos e máximos diários de temperatura para o presente (1994 a 2013) e futuro (2050 e 2070), nos dois cenários de mudança climática (RCP 4.5 e RCP 8.5), foram utilizados para estimar o voltinismo de *S. eridania* em cada um dos 908 *grids* da região sul do Brasil.

Figura 2. Esquema da metodologia empregada para a obtenção dos dados de temperatura utilizados na modelagem do voltinismo de *Spodoptera eridania* na região sul do Brasil.



Fonte: elaborado pelo autor.

3.2.2 Estimativa do voltinismo de *S. eridania*

O voltinismo de *S. eridania* foi estimado utilizando-se modelos de graus-dia e não linear. O modelo de graus-dia utiliza o limiar térmico inferior da espécie (T_i) e a constante térmica (K) para estimar o desenvolvimento. Esses parâmetros foram obtidos através da regressão da taxa de desenvolvimento do ciclo ovo-adulto em relação à temperatura utilizando a equação linear da reta: $D(T) = a + bT$ (CAMPBELL et al., 1974), previamente calculados no capítulo 1. Os coeficientes da regressão foram utilizados para calcular a T_i por meio do método de intersecção do eixo x ($T_i = -a/b$), e K , pelo cálculo da recíproca do coeficiente angular ($K = 1/b$). Os valores calculados foram de 11,17 °C e 487,37 para T_i e K , respectivamente. O modelo de graus-dia foi aplicado utilizando-se duas metodologias distintas para o cálculo da soma térmica: o método de média (ARNOLD, 1960) e o método senoidal simples (BASKERVILLE; EMIN, 1969). De acordo com o método de média, as

unidades de temperatura acima da T_i foram acumuladas com base nas temperaturas médias diárias, conforme a equação 1.

$$GDA = \sum_{i=1}^{365} \frac{[T_{min} + T_{max}]}{2} - T_i \quad (1)$$

Onde, GDA são os graus-dias acumulados, T_{min} e T_{max} são, respectivamente, as temperaturas mínimas e máximas diárias e T_i é o limiar térmico inferior do inseto.

O método senoidal simples considera que a variação na temperatura ao longo do dia pode ser representada por uma curva em forma de sino (BASKERVILLE; EMIN, 1969; CAICEDO; TORRES; CURE, 2012). Os graus-dia são calculados por meio da área da curva senoidal dentro dos limites térmicos da espécie (ALLEN, 1976; ZALOM et al., 1983) (Figura 3A). De acordo com esse método, a soma térmica é calculada conforme a equação 2:

$$GDA = \frac{1}{\pi} \left\{ \left(\frac{T_{min} + T_{max}}{2} - T_i \right) (\theta_2 - \theta_1) + \alpha [\cos(\theta_1) - \cos(\theta_2)] (T_{min} - T_{max}) + \left(\frac{\pi}{2} - \theta_2 \right) \right\} \quad (2)$$

$$\theta_1 = \sin^{-1} \left[\left(T_i - \frac{T_{min} + T_{max}}{2} \right) \div \alpha \right]$$

$$\theta_2 = \sin^{-1} \left[\left(T_s - \frac{T_{min} + T_{max}}{2} \right) \div \alpha \right]$$

Onde, GDA são os graus-dias acumulados, T_{min} , T_{max} , T_i , T_s e α são respectivamente, as temperaturas mínimas e máximas diárias, o limiar térmico inferior e superior tolerado pelo inseto e a média da temperatura diária. Os coeficientes θ_1 e θ_2 representam a interceptação limiar com onda senoidal para os limiares inferior e superior de desenvolvimento, respectivamente. O mesmo T_i utilizado para o método de média foi utilizado no método senoidal simples. O corte horizontal de temperatura superior (T_s) utilizado foi de 34 °C baseado no valor estimado pelo modelo Briere-2 (BRIERE et al. 1999, ver capítulo 1). Nos dois métodos, o número anual de gerações foi obtido por meio da divisão do graus-dia acumulado pela constante térmica (GDA/K).

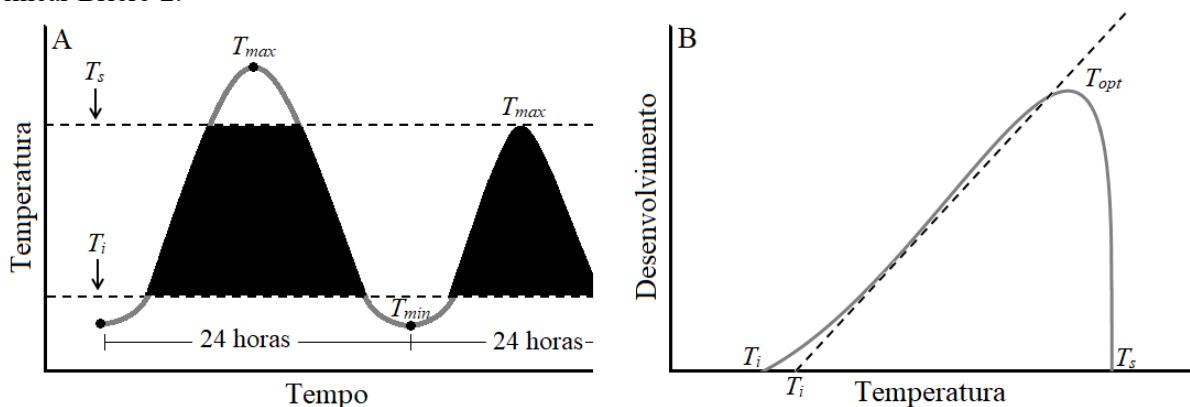
O modelo não linear utilizado para a estimativa do voltinismo foi o proposto por Briere et al. (1999). Este modelo foi selecionado com base nos resultados do capítulo 1 (Equação 3):

$$D(T) = 0,00005T((T - 10,81)(34,00) - T)^{1/4,194} \quad (3)$$

Onde, $D(T)$ se refere a taxa de desenvolvimento na temperatura T (°C), 10,81 e 34,00 são respectivamente, o limiar térmico inferior e superior estimados para o desenvolvimento do inseto. Os demais parâmetros são coeficientes ajustados pelo modelo. Para esse modelo, a taxa de desenvolvimento para cada dia do ano foi estimada usando as temperaturas diárias mínimas e máximas como dados de entrada. As taxas de desenvolvimento estimadas para cada dia foram acumuladas ao longo de um ano. Uma geração do inseto é considerada como completa quando as taxas de desenvolvimento acumuladas atingem um valor igual ou superior a 1. Ao final de cada ano de simulação, foi somado o número total de gerações estimadas pelo modelo.

Nesse trabalho, a geração foi considerada como o tempo de desenvolvimento do ciclo ovo-adulto. Para ambos os modelos, o voltinismo de *S. eridania* foi estimado utilizando dados climáticos atuais e futuros para os diferentes anos e cenários de mudanças climáticas avaliados no estudo. A estimativa de voltinismo foi realizada com o *software Microsoft Excel*®.

Figura 3. Diferenças entre os modelos empregados para representar as relações entre temperatura e desenvolvimento de insetos. A figura “A” representa o modelo de graus-dia utilizando o método senoidal simples, com dois cortes horizontais de temperatura. Na figura “B”, a linha tracejada se refere ao modelo de graus-dia com método de média, enquanto que a linha cinza representa o modelo não linear Briere-2.



Fonte: elaborado pelo autor.

3.2.3 Análise estatística

A variação no número de gerações anuais da lagarta-das-vagens na região sul do Brasil foi decomposta, submetendo-se os dados à análise de variância (ANOVA) a fim de

compreender a contribuição de cada fator na variação total observada (ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012; RAO et al., 2015). Os fatores considerados foram o local (908 *grids* da área de estudo), o ano (2050 e 2070) e cenário de mudança climática (RCP 4.5 e RCP 8.5), bem como o modelo fenológico utilizado (não linear e graus-dia com método de média e senoidal simples). A soma dos quadrados atribuída a cada fonte foi dividida pela soma total de quadrados explicada pelo modelo para obter a contribuição individual de cada fonte. Estas análises foram realizadas utilizando a linguagem estatística R (RSTUDIO TEAM, 2018).

3.3 RESULTADOS

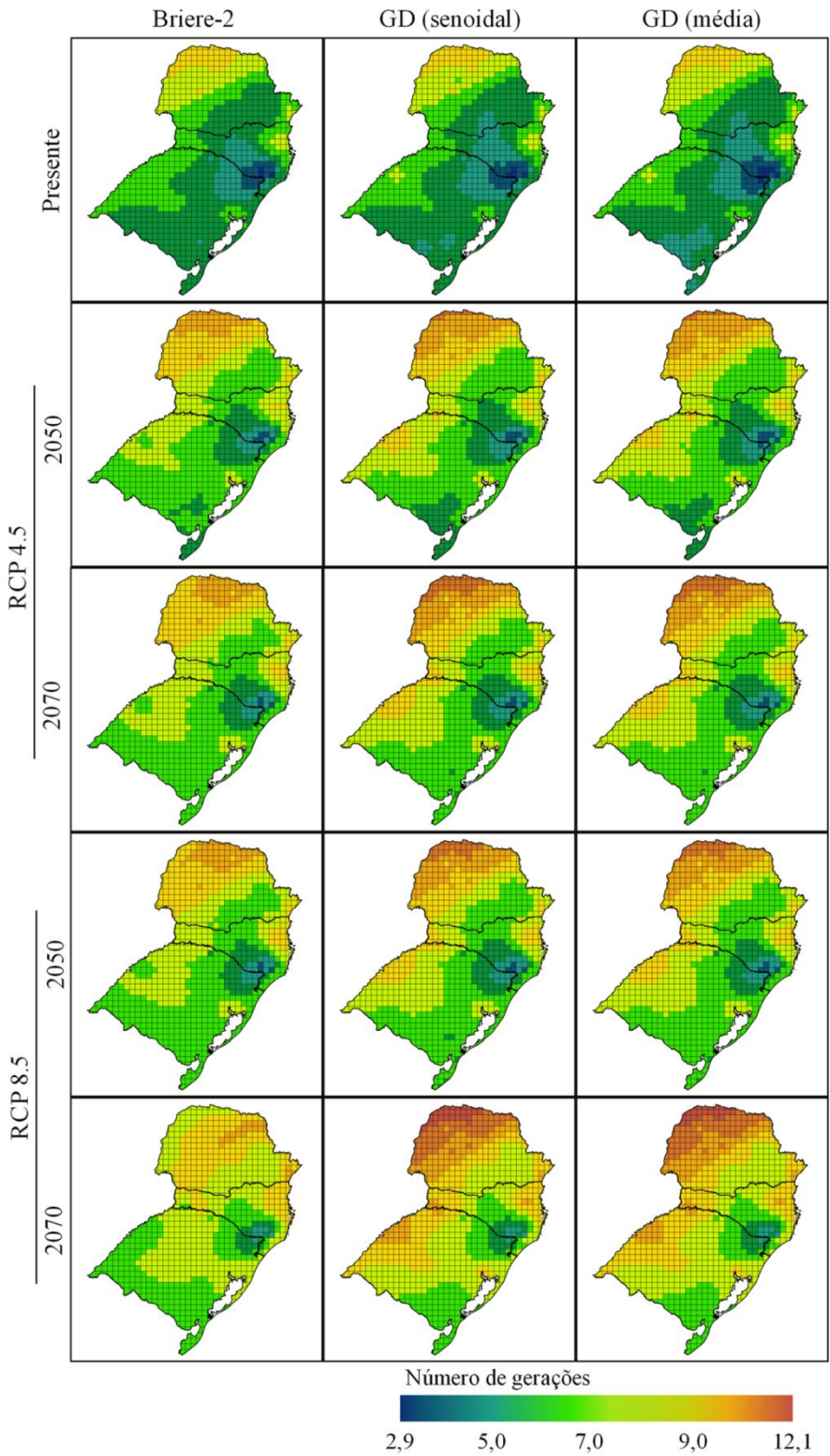
3.3.1 Voltinismo de *S. eridania* no presente

O voltinismo de *S. eridania* em condições climáticas atuais variou entre 2,9 a 9,2 gerações na região sul do Brasil. O voltinismo foi menor nas regiões serranas de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul, consideradas as regiões mais frias na área de estudo (Figura 4). As regiões mais quentes do sul do país foram as que apresentaram maior número de gerações, como a região oeste, noroeste, norte e litoral do Paraná, partes das regiões oeste, norte, e litorânea de Santa Catarina e as regiões noroeste, centro-oeste e sudoeste do Rio Grande do Sul.

3.3.2 Mudanças climáticas e o voltinismo de *S. eridania*

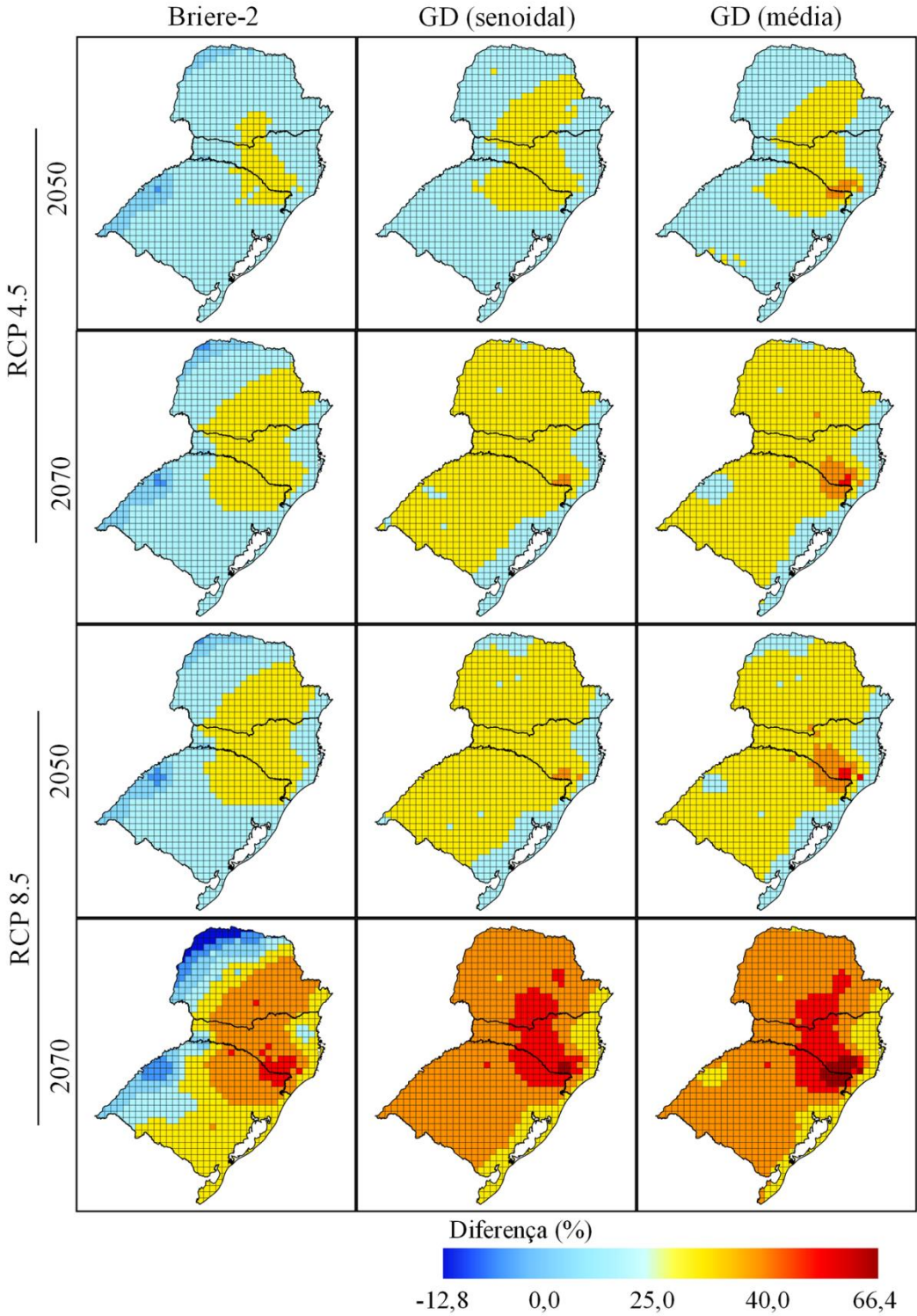
O número de gerações anuais foi maior nos diferentes anos e cenários de mudanças climáticas avaliadas em comparação com as condições atuais (Figura 4). No cenário RCP 4.5/2050 o voltinismo variou de 3,8 a 10,7 gerações, enquanto no cenário RCP 4.5/2070 o número de gerações anuais variou entre 4,0 e 11,1. No cenário RCP 8.5/2050 o voltinismo variou entre 4,0 e 11,0 gerações, e no cenário RCP 8.5/2070 essa variação foi de 4,6 a 12,1 gerações. O aumento no número de gerações foi maior nas regiões mais frias, independentemente do método utilizado para estimar o voltinismo (Figura 4). Quando o modelo de graus-dia foi empregado, registrou-se um aumento no número de gerações anuais em toda a área de estudo, embora a intensidade desse aumento tenha variado conforme o método utilizado para o cálculo da soma térmica, bem como o ano e cenário de mudança climática. O aumento no número de gerações em relação ao presente foi de até 66,4% (equivalente a 1,9 gerações) para o método de média e 51,9% (equivalente a 1,7 gerações) para o método senoidal simples. O voltinismo estimado pelo método senoidal simples foi menor se comparado ao método de média, principalmente em regiões mais frias da área de estudo. Quando estimado pelo modelo Briere-2, houve uma diminuição no número de gerações da espécie nas regiões mais quentes de até 17,9% (equivalente a 1,6 gerações). Nas regiões mais frias esse modelo estimou um aumento no voltinismo da espécie de até 47,8% (equivalente a 1,6 gerações) (Figura 5).

Figura 4. Voltinismo de *Spodoptera eridania* estimado pelo modelo não linear (Briere-2) e pelo modelo de graus-dia com o método de média e senoidal simples em diferentes anos e cenários de mudanças climáticas no sul do Brasil.



Fonte: elaborado pelo autor.

Figura 5. Diferença em porcentagem entre o voltinismo atual e futuro estimado para *Spodoptera eridania* com diferentes modelos fenológicos e em diferentes cenários e anos de mudanças climáticas no sul do Brasil. Valores negativos e positivos se referem à redução e aumento no número de gerações da espécie, respectivamente.

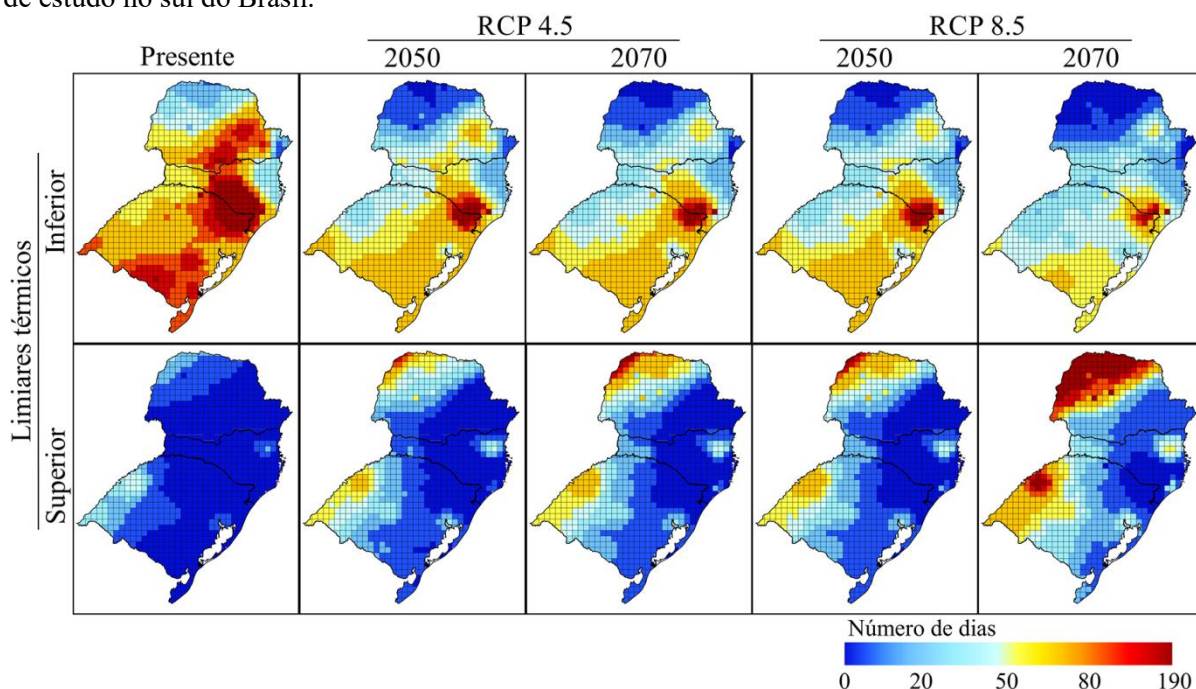


Fonte: elaborado pelo autor.

3.3.3 Número de dias acima dos limiares térmicos tolerados por *S. eridania*

Nas condições atuais de temperatura, verificou-se que em até 190 dias do ano a temperatura mínima diária foi inferior a T_i estimada para a espécie, principalmente em áreas mais frias, como a região serrana de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul. Nas condições climáticas futuras avaliadas, foi estimada uma redução no número de dias abaixo da T_i para 112 dias do ano. Nas regiões mais quentes, como o noroeste do Paraná, esse valor pode chegar a 50 dias no presente e diminuir para até três dias no futuro. Por outro lado, foi observado um acréscimo no número de dias do ano em que a temperatura máxima extrapola a T_s nos diferentes anos e cenários de mudança climática. Nas condições atuais, o número de dias acima do T_s está entre zero e 10 dias nas regiões mais frias. Nessas regiões, bem como na maior parte da área de estudo, foi estimado que esse valor atingirá até 30 dias no futuro. Em algumas áreas mais quentes onde esse número pode chegar a 40 dias atualmente, no futuro poderá atingir até 190 dias (Figura 6).

Figura 6. Número de dias do ano abaixo do limiar térmico inferior (11,1 °C) e acima do limiar térmico superior (34,0 °C) estimados para *Spodoptera eridania* nos 908 grids correspondentes à área de estudo no sul do Brasil.



Fonte: elaborado pelo autor.

3.3.4 Voltinismo nas regiões climáticas Cfa e Cfb

Quando considerada a heterogeneidade climática da área de estudo, verificou-se que o voltinismo estimado pelos diferentes modelos foi maior nas regiões com Clima subtropical úmido (Cfa) em comparação com o Clima oceânico temperado (Cfb), tanto no presente como nos diferentes cenários de mudanças climáticas (Tabela 1). As variações nas estimativas de voltinismo foram mais visíveis quando realizadas pelo modelo Briere-2, que estimou as maiores diferenças entre as classificações climáticas nas condições atuais de temperatura. Entretanto, essas diferenças diminuíram conforme os anos e a intensidade na mudança climática. A diferença no voltinismo estimado pelo modelo de graus-dia em regiões com os climas Cfa e Cfb manteve-se praticamente a mesma nos diferentes anos e cenários de mudança climática avaliada.

Tabela 1. Número de gerações de *Spodoptera eridania* (média $\pm$ erro padrão) estimado por diferentes modelos fenológicos em regiões com clima subtropical úmido (Cfa) e clima oceânico temperado (Cfb) na região sul do Brasil.

Modelo	Cenário	Ano	Cfa	Cfb	Diferença
Briere-2	Presente		6,86 $\pm$ 0,04	5,87 $\pm$ 0,05	0,99
	RCP 4.5	2050	7,75 $\pm$ 0,04	6,96 $\pm$ 0,06	0,79
		2070	7,86 $\pm$ 0,04	7,19 $\pm$ 0,06	0,67
	RCP 8.5	2050	7,86 $\pm$ 0,04	7,19 $\pm$ 0,06	0,67
		2070	7,96 $\pm$ 0,03	7,85 $\pm$ 0,05	0,10
Graus-dia (média)	Presente		6,78 $\pm$ 0,04	5,67 $\pm$ 0,05	1,10
	RCP 4.5	2050	7,96 $\pm$ 0,05	6,87 $\pm$ 0,05	1,06
		2070	8,19 $\pm$ 0,05	7,12 $\pm$ 0,05	1,08
	RCP 8.5	2050	8,18 $\pm$ 0,05	7,13 $\pm$ 0,05	1,07
		2070	8,93 $\pm$ 0,05	7,88 $\pm$ 0,05	1,05
Graus-dia (senoidal simples)	Presente		6,78 $\pm$ 0,04	5,70 $\pm$ 0,05	1,08
	RCP 4.5	2050	7,95 $\pm$ 0,05	6,86 $\pm$ 0,06	1,09
		2070	8,18 $\pm$ 0,05	7,11 $\pm$ 0,06	1,08
	RCP 8.5	2050	8,18 $\pm$ 0,05	7,11 $\pm$ 0,06	1,07
		2070	8,95 $\pm$ 0,06	7,87 $\pm$ 0,06	1,08

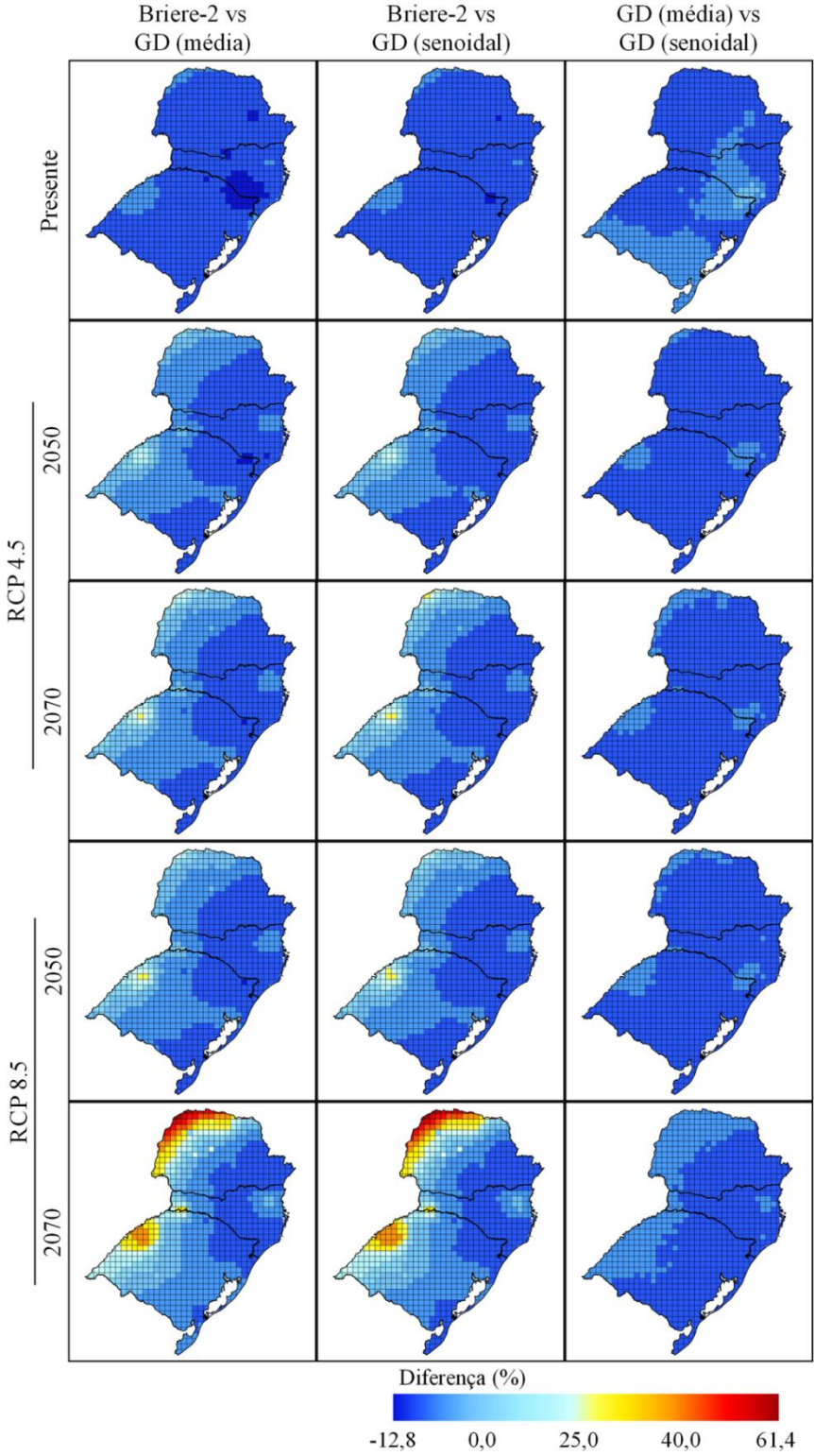
3.3.5 Diferenças no voltinismo de *S. eridania* entre os modelos

Considerando os anos e cenários de mudança climática avaliados, as diferenças nas estimativas de voltinismo entre os modelos variaram de -12,8% a 61,4%. No presente, em áreas mais frias o voltinismo estimado pelo modelo não linear foi maior se comparado aos métodos de média e senoidal simples. Nos cenários de mudanças climáticas avaliadas, as maiores diferenças foram registradas em regiões mais quentes, sendo que o modelo não linear estimou um número de gerações menor que o modelo de graus-dia, se comparado aos métodos de soma térmica utilizado. Independentemente do ano e dos cenários de mudanças climáticas, as diferenças entre os métodos de soma térmica utilizados no modelo de graus-dia ficaram próximas a zero (Figura 7).

3.3.6 Decomposição da variação no voltinismo

A ANOVA demonstrou que 77,2% da variação observada no voltinismo de *S. eridania* foi atribuída ao local, seguido pelos cenários de mudanças climáticas (20,3%), os anos (1,9%) e pelos modelos fenológicos avaliados (0,6%).

Figura 7. Diferença (%) entre o voltinismo estimado para *Spodoptera eridania* pelos modelos fenológicos em diferentes anos e cenários de mudanças climáticas no sul do Brasil. Valores negativos e positivos se referem à redução e ao aumento nas diferenças nas comparações pareadas entre os modelos fenológicos, respectivamente.



Fonte: elaborado pelo autor.

3.4 DISCUSSÃO

Neste capítulo, avaliou-se o impacto das mudanças climáticas sobre o número de gerações anuais de *S. eridania* na região sul do Brasil. Para isso, três métodos diferentes foram comparados, sendo dois baseados em modelo de graus-dia, e um em modelo não linear. De maneira geral, o voltinismo da espécie variou consideravelmente na área de estudo, principalmente devido à heterogeneidade climática existente na região sul do país. Considerando as projeções futuras de mudanças climáticas, o modelo de graus-dia com o método de média e onda senoidal estimou um aumento no voltinismo da espécie em toda a área de estudo, enquanto o modelo não linear previu uma redução no número de gerações de *S. eridania* nas regiões mais quentes e um aumento nas regiões mais frias. Os resultados evidenciam que as mudanças climáticas poderão modificar a adequabilidade climática para a ocorrência da espécie na área de estudo. Enquanto em algumas localidades o desenvolvimento poderá ser desfavorecido, em outras, principalmente em áreas de maior altitude, poderá ocorrer um aumento no número de gerações e crescimento populacional de *S. eridania*, o que resultaria em uma maior incidência dessa praga em campo.

Nos últimos anos, houve um aumento no número de estudos que avaliam a influência das mudanças climáticas sobre o voltinismo de insetos (QUINN, 2017). A maior parte desses estudos empregou modelo de graus-dia para estimar o voltinismo e, de maneira geral, os resultados mostram um incremento no voltinismo em decorrência das mudanças climáticas (CHOI et al., 2011; RAO et al., 2015). Por exemplo, uma análise utilizando dados climáticos de 32 anos no sudoeste da Etiópia demonstrou que até 1984, quando as temperaturas eram mais baixas, a broca do café, *Hypothenemus hampei* (Ferrari, 1867) (Coleoptera: Scolytidae), não completava uma geração por ano na região (JARAMILLO et al., 2009). No entanto, o aumento da temperatura ocorrido mais recentemente, possibilitou que o inseto complete de uma a duas gerações por ano na cultura do café. Semelhantemente, o potencial de dano, bem como a distribuição da traça-da-batatinha, *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873) (Lepidoptera: Gelechiidae), foi estendida na maior parte da Coréia do Sul, e será expandida no futuro em decorrência das mudanças projetadas na temperatura global (KWON et al., 2017). Em outro estudo, Altermatt (2009) encontrou acréscimos no número de gerações para 263 espécies de lepidópteros na Europa Central, após as alterações climáticas ocorridas a partir de 1980. No entanto, nem todos os estudos mostram que o aumento da temperatura será favorável aos insetos. Utilizando modelos não lineares para a estimativa do voltinismo de *Mythimna sequax* (Franclemont, 1951) (Lepidoptera: Noctuidae), Jacques et al. (2009)

previram um aumento no voltinismo estimado em regiões mais frias e uma diminuição no número de gerações em regiões mais quentes na região sul do Brasil em diferentes cenários de mudanças climáticas. Esses autores verificaram que o modelo de graus-dia superestimou o voltinismo da espécie quando comparado com o modelo não linear.

Muitos estudos que avaliam os impactos das mudanças climáticas sobre o voltinismo de insetos são possíveis principalmente devido à existência de modelos fenológicos capazes de descrever adequadamente a relação entre temperatura e desenvolvimento de insetos. No presente estudo, as estimativas geradas pelos modelos avaliados foram semelhantes nas condições atuais de temperatura. Portanto, nessas condições, sugere-se que ambos os modelos avaliados podem ser empregados. Entretanto, nas condições climáticas futuras diferenças marcantes foram observadas entre o modelo não linear e o de graus-dia, sendo que o modelo não linear estimou um menor número de gerações nas regiões mais quentes, enquanto o modelo de graus-dia com os dois métodos de soma térmica estimou um aumento considerável no voltinismo em toda a área de estudo. Essa diferença ocorreu porque o modelo não linear emprega um corte vertical de desenvolvimento em suas estimativas, ou seja, em uma temperatura acima da T_s , a taxa de desenvolvimento do inseto é igual a zero (ROLTSCH et al., 1999). Diferentemente, o modelo de soma térmica com o método de onda senoidal simples emprega um corte horizontal de desenvolvimento. Nesse caso, quando a temperatura extrapola o T_s , a taxa de desenvolvimento estimada equivale à taxa máxima da espécie (BASKERVILLE; EMIN, 1969). Portanto, em condições de mudanças climáticas, quando se espera que a T_s da espécie seja atingida com maior frequência, a seleção do modelo a ser empregado para projeções futuras do voltinismo deve ser considerada com cautela. Esses resultados reforçam a necessidade de se levar em consideração os cortes superiores utilizados por cada método, a fim de selecionar o que melhor representa a biologia do organismo em estudo e a localização geográfica (ROLTSCH et al., 1999). Em estudos que avaliam a influência das mudanças climáticas sobre a fenologia de insetos, modelos não lineares podem gerar estimativas mais confiáveis em comparação com modelo de graus-dia (QUINN, 2017).

Diferentes fatores podem contribuir nas estimativas de voltinismo para as espécies (ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012). Quando avaliadas as fontes de variação, verificou-se que a localização foi o fator que mais influenciou na variação do voltinismo de *S. eridania* (77,2%) na área de estudo, o que corrobora com os resultados de estudos realizados em diferentes regiões e com outras espécies (ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012; RAO et al., 2015; JACQUES et al., 2019). Essas variações são explicadas devido a região sul do Brasil apresentar uma heterogeneidade climática marcante (ALVARES et al., 2013). Em tal

região é frequente a ocorrência de temperaturas abaixo de zero e geadas nas áreas de alta altitude (JACQUES et al., 2019), resultando em um menor número de gerações nessas áreas, principalmente no presente. Ao mesmo tempo, em regiões como o noroeste do Paraná, temperaturas elevadas ao longo de boa parte do ano resultam em um maior número de gerações da praga. Ainda de acordo com os resultados da ANOVA, 20,3% da variação total no voltinismo da espécie foi explicado pelos cenários de mudança climática, diferentemente de outros estudos que verificaram menor influência desse fator (ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012; RAO et al., 2015; JACQUES et al., 2019). Em um estudo avaliando os impactos das mudanças climáticas sobre o voltinismo de *M. sequax* no sul do Brasil, os cenários de mudanças climáticas influenciaram apenas em 1% na variação do voltinismo da espécie (JACQUES et al., 2019). Essas diferenças podem ser explicadas devido às metodologias empregadas em ambos os trabalhos. O limiar térmico superior tolerado por *S. eridania* (34°C), por exemplo, é mais elevado que o de *M. sequax* (32 °C), o que pode interferir em como cada espécie responde aos diferentes cenários de mudanças climáticas. Além disso, no presente estudo foi avaliado também o voltinismo de *S. eridania* no estado do Paraná, diferente dos dados de Jacques et al. (2019) que avaliaram apenas os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Na região sul, as áreas com temperaturas mais elevadas estão presentes no Paraná, que incluem as principais regiões que apresentaram uma diminuição do número de gerações da espécie no futuro. Portanto, o voltinismo médio de *S. eridania* na área de estudo apresentou diferenças maiores entre os cenários, o que explica a alta porcentagem de voltinismo influenciada pelos cenários de mudanças climáticas avaliadas.

Com o aquecimento global, grande parte da área de estudo poderá apresentar um acréscimo considerável no número de gerações de *S. eridania*. Esse acréscimo ocorrerá principalmente nas áreas que atualmente apresentam temperaturas mais frias e amenas, como as regiões serranas de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul e em grande parte da área de estudo, principalmente naquelas de clima Cfb, característico de áreas de maior altitude e consideradas regiões mais frias (ALVARES et al., 2013). Nessas regiões, foi verificado um acréscimo maior no voltinismo da espécie no futuro, com até duas gerações a mais que o presente. Por outro lado, em áreas de clima Cfa que ocorre em regiões de baixa altitude e temperaturas médias anuais mais elevadas (ALVARES et al., 2013), como a região noroeste e norte do Paraná, verificou-se reduções de até 18% no voltinismo da espécie em relação às condições atuais de temperatura, de acordo com projeções do modelo não linear. Nessas regiões, a exposição temporária das populações de inseto a temperaturas extremamente altas

pode atrasar o desenvolvimento de indivíduos sobreviventes e, assim, atrasar a geração subsequente (RAO et al., 2015).

As regiões em que foi previsto um aumento no número de gerações podem se tornar mais adequadas para *S. eridania*, favorecendo seu crescimento populacional e, conseqüentemente, ocorrência de surtos populacionais. Além disso, as temperaturas mais elevadas ocasionam uma aceleração da atividade metabólica dos insetos, aumentando também sua taxa de consumo alimentar (DEUTSCH et al., 2018). Nesse caso, danos mais graves e mais frequentes em culturas de importância agrícola também poderão ser registrados. Adicionalmente, há o risco de o maior número de gerações acelerar os processos de adaptação, como o surgimento de populações resistentes a inseticidas e a adaptação às alterações climáticas (WALTHER et al., 2002; NETHERER; SCHOPF, 2010; QUINN et al., 2017). Essas características, combinadas ao hábito polífago de *S. eridania*, poderão favorecer a ocorrência de danos a diversas espécies cultivadas na região sul do Brasil, como soja, tomate, maçã e brássicas. Nesse contexto, o incremento no uso de pesticidas poderá contribuir para o aumento no custo total de produção, bem como para uma maior pressão sobre o meio ambiente, dependendo do método de controle empregado (TRNKA et al., 2007). Até mesmo uma possível diminuição da produtividade em decorrência de danos às culturas pode ser considerada (DEUTSCH et al., 2008).

Embora o voltinismo seja determinante no crescimento populacional de insetos, outros parâmetros da história de vida que também são influenciados pela temperatura não foram considerados nesse estudo, tais como a sobrevivência (CORNELISSEN, 2011) e a reprodução (KINGSOLVER; HUEY, 2008). Por exemplo, a sobrevivência de *S. eridania* foi menor quando o inseto foi exposto a temperaturas superiores a 25 °C (Capítulo I). Da mesma forma, embora ainda não existam trabalhos sobre a influência da temperatura na reprodução de *S. eridania*, com base em estudos com outras espécies é esperado que tanto a fecundidade como a fertilidade sejam afetados por este fator abiótico (BERGER; WALTERS; GOTTHARD, 2008; MIRONIDIS; SAVOPOULOU-SOULTANI, 2008). Além do aumento na temperatura, as mudanças climáticas impactam na intensidade e distribuição da pluviosidade, o que também pode afetar a sobrevivência de insetos (CAICEDO; TORRES; CURE, 2012; BONAL et al., 2015; STEWART et al., 2019). Mesmo com algumas limitações, a estimativa de voltinismo ainda é considerada uma ferramenta importante para se avaliar a influência do aquecimento global sobre insetos pragas de culturas agrícolas (MAIORANO et al., 2012; ZITER; ROBINSON; NEWMAN, 2012; RAO et al., 2015). Até o momento, esse é o primeiro estudo avaliando esses impactos sobre *S. eridania*, e apesar de outros fatores

influenciarem a fenologia dos insetos, acredita-se que os efeitos diretos da temperatura serão mais intensos e mais importantes em se tratando de mudanças climáticas.

3.5 CONCLUSÃO

Os resultados permitem concluir que o aumento na temperatura global esperado nas próximas décadas poderá favorecer o crescimento populacional de *S. eridania* na maior parte do sul do Brasil. Quando estimado com o modelo não linear, observou-se que em regiões que atualmente apresentam temperaturas mais elevadas (principalmente nas regiões noroeste e norte do estado do Paraná), o voltinismo e, conseqüentemente, a abundância da praga poderá ser reduzida, de acordo com as previsões do modelo Briere-2. Para a estimativa do número de gerações da espécie no presente, os três métodos avaliados apresentaram resultados semelhantes, sugerindo que podem ser utilizados para esse fim nessas condições. No entanto, quando projetadas para condições climáticas futuras, diferenças foram observadas entre o modelo não linear e o modelo de graus-dia. Os modelos de graus-dia superestimaram o número de gerações da espécie nos cenários de mudanças climáticas em relação ao modelo não linear. As diferenças entre as estimativas do método senoidal simples e de média não foram suficientes para sugerir um método preferencial em estudos que se pretende avaliar os impactos das mudanças climáticas sobre insetos pragas, sendo mais indicada a utilização de modelos não lineares para esse tipo de estudo. Maiores esforços poderão ser necessários para o manejo de *S. eridania* em campo na maior parte da área de estudo, caso as projeções futuras de aquecimento global se concretizem.

REFERÊNCIAS

- ALLEN, J, C. Modified sine wave method for calculating degree days. **Environmental Entomology**, v. 5, p. 388-396, 1976.
- ALLSOPP, P. G; BUTLER, D.G. Estimating day-degrees from daily maximum-minimum temperatures: A comparison of techniques for a soil-dwelling insect. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 41, n. 1-2, p. 165-172, 1987.
- ALTERMATT, F. Climatic warming increases voltinism in European butterflies and moths. **Proceedings of The Royal Society B**. v. 277, p. 1281-1287, 2009.
- ALVARES, C, A. et al. Köppen's climate classification map for Brazil. **Meteorologische Zeitschrift**, v. 22, n. 6, p. 711-728, 2013.
- ARNOLD, C, Y. Maximum-minimum temperatures as a basis for computing heat units. **Proceedings of the American Society for Horticultural Science**, Boston, v.76, n.1, p. 682-692, 1960.
- BASKERVILLE, G, L; EMIN, P. Rapid estimation of heath accumulation from maximum and minimum temperatures. **Ecology**, v. 50, n. 3, p. 514-517, 1969.
- BALE, J, S. et al. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology**, v. 8, n. 1, p. 1-16, 2002.
- BERGER, D; WALTERS, R; GOTTHARD, K. What limits insect fecundity? Body size- and temperature-dependent egg maturation and oviposition in a butterfly. **Functional Ecology**, v. 22, n. 3, p. 523-529, 2008.
- BOLSHAKOVA, V, L, J; EVANS, E, W. Phenology of the sagebrush defoliating moth *Aroga websteri* (Lepidoptera: Gelechiidae), with application to population irruptions. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 109, n. 3, p. 424-431, 2016.
- BONAL, R. et al. Unexpected consequences of a drier world: evidence that delay in late summer rains biases the population sex ratio of an insect. **Royal Society Open Science**, v. 2, n. 9, p.1-1, 2015.
- BORTOLLI, L, C. et al. Biologia e tabela de vida de fertilidade de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em morangueiro e videira. **Revista Brasileira de Fruticultura**, Jaboticabal, SP, v. 34, n. 4, p. 1068-1073, 2012.
- BOWLER, K; TERBLANCHE, J, S. Insect thermal tolerance: what is the role of ontogeny, ageing and senescence? **Biological Reviews**, v.83, n.3, p. 339-355, 2008.
- BRIERE, J, F. et al. A novel rate model of temperature-dependent development for arthropods. **Environmental Entomology**, v. 28, p. 22-29, 1999.
- CAICEDO, D, R; TORRES, J, M, C; CURE, J, R. Comparison of eight degree-days estimation methods in four agroecological regions in Colombia. **Bragantia**, v. 71, n. 2, p. 299-307, 2012.

- CAMPBELL, A. et al. Temperature requirements of some aphids and their parasites. **Journal of Applied Ecology**, v. 11, p. 419-423, 1974.
- CAPINERA, J, L. Southern armyworm, *Spodoptera eridania* (Stoll) (Insecta: Lepidoptera: Noctuidae). **EENY-16, UF/IFAS Extension**, Gainesville p. 4, 2018.
- CHOI, W, I. et al. Changes in voltinism in a pine moth *Dendrolimus spectabilis* (Lepidoptera: Lasiocampidae) population. **Applied Entomology and Zoology**, v. 46, n. 3, p. 319-325, 2011.
- CORNELISSEN, T. Climate change and its effects on terrestrial insects and herbivory patterns. **Neotropical Entomology**, v. 40, n. 2, p. 155-163, 2011.
- DENLINGER, D, L; YOCUM, G, D. Physiology of heat sensitivity. In G.J. Hallman & D.L. Denlinger (eds.), **Temperature sensitivity in insects and application in integrated pest management**. Boulder: Westview Press, 311p. 1998.
- DEUTSCH, C, A. et al. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. **Proceedings of The National Academy Of Sciences**, v. 105, n. 18, p. 6668-6672, 2008.
- FORREST, J, R, K. Complex responses of insect phenology to climate change. **Current Opinion in Insect Science**, v. 17, p. 49-54, 2016.
- GALLO, D. et al. **Entomologia Agrícola**. FEALQ: Piracicaba, 920p. 2002.
- HIGLEY, L, G; PEDIGO, L, P; OSTLIE, K, R. DEGADAY: A Program for Calculating Degree-days, and Assumptions Behind the Degree-day Approach. **Environmental Entomology**, v. 15, n. 5, p. 999-1016, 1986.
- HIJMANS, R, J. et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, n. 15, p. 1965-1978, 2005.
- IPCC - Climate change 2014: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change (ed. by. (ed. by R. K. Pachauri and L. A. Meyer), Geneva, Switzerland, p. 151, 2014.
- JACQUES, J. et al. Climate change and voltinism of *Mythimna sequax*: the location and choice of phenological models matter. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 21, n. 4, p. 431-444, 2019.
- JARAMILLO, J. et. al. Thermal Tolerance of the Coffee Berry Borer *Hypothenemus hampei*: Predictions of Climate Change Impact on a Tropical Insect Pest. **Plos One**, v. 4, n. 8, p. 1-11, 2009.
- KINGSOLVER, J, G; HUEY, R, B. Size, temperature, and fitness: three rules. **Evolutionary Ecology Research**, v. 10, p. 251-268, 2008.
- KWON, M. et al. Change in the distribution of the potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae), in Korea. **Journal of Asia-Pacific Entomology**, v. 20, n. 4, p. 1249-1253, 2017.

- MAIORANO, A. A physiologically based approach for degree-day calculation in pest phenology models: the case of the European Corn Borer (*Ostrinia nubilalis* Hbn.) in Northern Italy. **International Journal of Biometeorology**, v. 56, n. 4, p. 653-659, 2012.
- MARCHIORO, C, A; KRECHMER, F, S; FOERSTER L, A. Estimating the development rate of the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae) using linear and non-linear models. **Pest Management Science**, v. 73, p. 1486-1493, 2017.
- MCLAUGHLIN, J, F. et al. Climate change hastens population extinctions. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 9, p. 6070-6074, 2002.
- MIRANDA, M, M, M. et al. Impact of integrated pest management on the population of leafminers, fruit borers, and natural enemies in tomato. **Ciência Rural**, v. 35, n.1, p. 204-208, 2005.
- MIRONIDIS, G, K; SAVOPOULOU-SOULTANI, M. Development, survivorship, and reproduction of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) under constant and alternating temperatures. **Environmental Entomology**, v. 37, n. 1, p. 16-28, 2008.
- MONTEZANO, D, G. et al. Immature stages of *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae): Developmental parameters and host plants. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 1, 2014.
- NETHERER, S; SCHOPF, A. Potential effects of climate change on insect herbivores in European forests—General aspects and the pine processionary moth as specific example. **Forest Ecology and Management**, v. 259, n. 4, p. 831-838, 2010.
- PARRA, J, R, P; PRECETTI A, A, C, M; KARSTEN JR, P. Aspectos biológicos de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em soja e algodão. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 16, p. 147-155, 1977.
- QGIS DEVELOPMENT TEAM. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project, 2018.
- QUINN, B, K. A critical review of the use and performance of different function types for modeling temperature-dependent development of arthropod larvae. **Journal of Thermal Biology**, v. 63, n. May 2016, p. 65–77, 2017.
- RAO, M. S. et al. Model and scenario variations in predicted number of generations of *Spodoptera litura* Fab. on peanut during future climate change scenario. **Plos One**, v. 10, n. 2, 2015.
- ROLTSCH, W, J. et al. Evaluation of several degree-day estimation methods in California climates. **International Journal Of Biometeorology**, v. 42, n. 4, p. 169-176, 1999.
- RSTUDIO TEAM. RStudio: Integrated Development for R. **RStudio, Inc.**, Boston, MA, 2018.
- SALIS, L. et al. Modeling winter moth *Operophtera brumata*egg phenology: nonlinear effects of temperature and developmental stage on developmental rate. **Oikos**, v. 125, n. 12, p. 1772-1781, 2016.

- SANTOS, K, B; MENEGUIM, A, M; NEVES, P, M, O, J. Biologia de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae) em Diferentes Hospedeiros. **Neotropical Entomology**, Londrina, PR, v. 34, n. 6, p. 903-910, 2005.
- SHI, P. et al. A simple model for describing the effect of temperature on insect developmental rate. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, v. 14, p. 15–20, 2011
- SILVA, D, M. et al. Biology of *Spodoptera eridania* and *Spodoptera cosmioides* (Lepidoptera: Noctuidae) on Different Host Plants. **Florida Entomologist**, v. 100, n. 4, p.752-760, 2017.
- SOUZA, B, H, S, D. et al. Aspectos Bionômicos de *Spodoptera eridania* (Cramer): Uma praga em expansão na cultura da soja na região do cerrado brasileiro. **EntomoBrasilis**, v. 7, n. 2, p. 75-80, 2014.
- STEWART, J, E. et al. Linking inter-annual variation in environment, phenology, and abundance for a montane butterfly community. **Ecology**, v. 0, p.1-10, 2019.
- TEODORO, A,V. et al. *Spodoptera cosmioides* (Walker) e *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae): novas pragas de cultivos da região Nordeste. **Embrapa Tabuleiros Costeiros**. Comunicado Técnico. 131, 8, 2013.
- TRUDGILL, D, L. et al. Thermal time - concepts and utility. **Annals of Applied Biology**, v. 146, n. 1, p. 1-14, 2005.
- TRNKA, M. et al. European Corn Borer life stage model: Regional estimates of pest development and spatial distribution under present and future climate. **Ecological Modelling**, v. 207, n. 2-4, p. 61-84, 2007.
- TURLURE, C. et al. Microclimatic buffering and resource-based habitat in a glacial relict butterfly: significance for conservation under climate change. **Global Change Biology**, v. 16, n. 6, p. 1883-1893, 2009.
- VAN DYCK, H. et al. The lost generation hypothesis: could climate change drive ectotherms into a developmental trap? **Oikos**, v. 124, n. 1, p. 54-61, 2014.
- XAVIER, A, C; KING, C, W; SCANLON, B, R. Daily gridded meteorological variables in Brazil (1980–2013). **International Journal of Climatology**, v. 36, n. 6, p. 2644-2659, 2016.
- XIA, J. et al. Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming. **Nature Geoscience**, v. 7, n. 3, p. 173-180, 2014
- WALTHER, G, R. et al. Ecological responses to recent climate change. **Nature**, v. 416, p. 389–395, 2002.
- ZALOM, F. G. et al. Degree-days: The calculation and use of heat units in pest management. **University of California**, 1983.
- ZITER, C; ROBINSON E. A; NEWMAN, J. A. Climate change and voltinism in Californian insect pest species: sensitivity to location, scenario and climate model choice. **Global Change Biology**, v.18 p. 2771-2780, 2012.

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos nessa dissertação permitem concluir que a temperatura exerce uma importante influência no desenvolvimento e sobrevivência de *S. eridania*. A duração de todos os estágios de desenvolvimento e ciclo ovo-adulto foi influenciada por esse fator, assim como a sobrevivência. Entre 20 e 25 °C se obteve os melhores índices de sobrevivência da espécie. Essa temperatura pode ocorrer com frequência na região sul do Brasil, condição que associada a um hospedeiro adequado à espécie, pode garantir o estabelecimento das populações em diferentes localidades. Além disso, a lagarta-das-vagens pode apresentar menor índice de deformação e maior sobrevivência em temperaturas mais amenas entre 20 e 25 °C. O desenvolvimento do inseto acima de 25 °C foi afetado negativamente, uma vez que a 32 °C ocorreu um aumento na duração do estágio larval e a 34 °C não houve eclosão de larvas. Essa é uma nova informação acerca das condições térmicas favoráveis da espécie, uma vez que até então se considerava que 25 e 28 °C eram as temperaturas ideais ao desenvolvimento da lagarta-das-vagens. Contudo, condições de temperatura mais frias, como 15 °C prolongaram excessivamente o desenvolvimento de *S. eridania*, se mostrando ser prejudicial à espécie. Se exposto em campo a essas condições, o inseto terá o seu desenvolvimento comprometido, o que explica a menor ocorrência da espécie em regiões mais frias, e maiores registros de danos na região centro-oeste brasileira, por exemplo, que apresenta temperaturas mais elevadas.

A seleção de modelos fenológicos para *S. eridania* foi uma etapa importante no presente trabalho. Com a realização dessa metodologia, verificou-se que alguns modelos desenvolvidos ao longo dos anos podem não ser adequados para explicar a relação entre temperatura e desenvolvimento da espécie. Os limiares térmicos estimados variaram entre os modelos avaliados, com resultados muitas vezes fora do esperado e do que a literatura propõe como mais adequado. Contudo, todos os modelos apresentaram um bom ajuste em pelo menos um estágio de desenvolvimento. Deste modo, para discriminar os melhores modelos, foi preciso levar em consideração o critério estatístico, o número de coeficientes ajustados, parâmetros mensuráveis com significância biológica e a precisão dos limiares térmicos estimados. Com os melhores modelos selecionados, verificou-se uma ampla janela térmica de desenvolvimento da espécie, indicando que essa pode se desenvolver adequadamente em muitas regiões da área de estudo. A seleção do modelo mais adequado à *S. eridania* pode ser útil para o desenvolvimento de programas de MIP, visando diversificar a utilização de técnicas apropriadas e mais sustentáveis para o controle da espécie. A utilização de modelos

fenológicos na agricultura é empregada há muito tempo em outros países, sendo uma prática que pode, e deve ser mais utilizada no Brasil. Contudo, ressalta-se a importância da assistência técnica e da extensão rural nessa intermediação da tecnologia produzida no meio científico com a aplicabilidade junto ao produtor rural.

O uso de modelos fenológicos possibilitou avaliar os impactos das mudanças climáticas sobre *S. eridania* na região sul do Brasil. Os resultados evidenciaram que haverá um acréscimo no número de gerações para a espécie, em função do aquecimento global. Atualmente, grande parte da área de estudo pode ser favorável ao desenvolvimento da lagarta-das-vagens em decorrência das condições climáticas presentes nessas regiões. Quando levada em consideração as estimativas de voltinismo, observou-se que de maneira geral, atualmente o estado do Paraná pode apresentar maiores problemas com a ocorrência da espécie, uma vez que nessas regiões pode haver uma maior abundância de *S. eridania* em campo, devido às condições de temperatura mais elevadas e favoráveis ao desenvolvimento do inseto. O contrário foi estimado para as regiões serranas de Santa Catarina e do Rio Grande do Sul, consideradas regiões mais frias, onde os danos podem ser menores. Contudo, de acordo com as previsões dos modelos, esse cenário tenderá a se inverter no futuro em um contexto de mudanças climáticas. Condições de temperaturas mais elevadas principalmente nas regiões oeste e norte do Paraná, poderão limitar o desenvolvimento da espécie, indicando que a região poderá ter menos problemas com *S. eridania*. No entanto, devido à grande parte da área de estudo ser de clima temperado, as mudanças climáticas irão favorecer o desenvolvimento da espécie nessas regiões. Deste modo, os padrões de distribuição da espécie poderão ser alterados, conforme demonstrado nas estimativas de voltinismo geradas.

Com as diferenças entre as estimativas de voltinismo geradas entre os diferentes modelos avaliados, foi possível verificar que o modelo não linear pode gerar previsões mais realistas para a espécie, principalmente frente às mudanças climáticas. Recentemente tem aumentado o número de estudos que objetivam avaliar como as mudanças climáticas futuras afetarão os insetos. Diante disso, ressalta-se a importância de selecionar modelos que gerem estimativas mais confiáveis, uma vez que de acordo com os resultados do presente trabalho, ficou evidente que quando levado em consideração a biologia do inseto e as características climáticas de determinada região, alguns modelos podem claramente resultar em previsões errôneas e, portanto, devem ser evitados.

Este foi o primeiro estudo a avaliar o efeito da temperatura de *S. eridania* em um hospedeiro reconhecido para a espécie, e a selecionar modelos adequados para descrever a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento do inseto. Também, até o momento, esse

é o primeiro trabalho a avaliar os impactos das mudanças climáticas sobre *S. eridania* na região sul do Brasil, e com uma metodologia mais adequada para essa finalidade. Os resultados obtidos podem ser empregados para desenvolver métodos de controle de *S. eridania*, e compreender como as mudanças climáticas poderão influenciar na incidência da praga no sul do Brasil nas próximas décadas.